

# ESTRUCTURA GENÉTICA DEL SABINAR COSTERO EN EL PARQUE NACIONAL ARCHIPIÉLAGO DE CABRERA: EFECTOS HISTÓRICOS Y CONTEMPORÁNEOS

LUIS SANTAMARÍA<sup>1</sup>, CARLES MOLINA<sup>2</sup>, ASIER RODRÍGUEZ-LARRINAGA<sup>3</sup>, PABLO GUITIÁN<sup>4</sup>,  
RICARDO DÍAZ-DELGADO<sup>5</sup>, SILVIA PÉREZ-ESPONA<sup>6</sup>

## RESUMEN

La utilización de la isla de Cabrera como campo de prisioneros de las tropas napoleónicas capturadas en Bailén causó, probablemente, una severa reducción de su cubierta forestal. Más recientemente, el cese de la actividad agrícola en su Valle Central resultó en su rápida recolonización por la sabina costera. En ambos casos, la recolonización de los sabinares de la isla podría haber estado mediada por la dispersión de semillas de origen local (Cabrera) y/o de la vecina isla de Mallorca. El proyecto GENSABINA se ha centrado en caracterizar la contribución de los eventos históricos (deforestación antrópica) y contemporáneos (dispersión de semillas por aves) a la estructura y diversidad genética de los sabinares de Cabrera. Las poblaciones del Archipiélago de Cabrera presentan una elevada diversidad genética (nuclear y cloroplástica), particularmente en comparación con las poblaciones de Mallorca y las de la Península Ibérica. Las poblaciones de la Isla de Cabrera están muy diferenciadas de las de la vecina Isla de Mallorca. Esta diferenciación permite identificar eventos poco frecuentes de colonización desde Mallorca (aprox. 3% de los individuos muestreados), consistentes con la dispersión de semillas por zorzales durante la migración postnupcial. Además, las poblaciones de Cabrera muestran una considerable estructuración espacial. La estructura espacial de los marcadores cloroplásticos en Cabrera indica un empobrecimiento de la diversidad genética, causado probablemente por el impacto de los prisioneros franceses en 1809-14. Este efecto histórico es consistente con la mayor diversidad genética de las poblaciones más alejadas de los asentamientos de prisioneros, y la

<sup>1</sup> Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avenida Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, E41092 Sevilla, España. Tel: +34-954-232340. Email: luis.santamaria@ebd.csic.es. Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, UIB-CSIC), C/ Miquel Marquès 21, E07190 Esporles, Illes Balears, España. Tel: +34-971-61 1818.

<sup>2</sup> Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, UIB-CSIC), C/ Miquel Marquès 21, E07190 Esporles, Illes Balears, España. Tel: +34-971-61 1818. Department of Life Sciences, Anglia Ruskin University, East Road, Cambridge CBI IPT, Reino Unido.

<sup>3</sup> Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avenida Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, E41092 Sevilla, España. Tel: +34-954-232340. Email: luis.santamaria@ebd.csic.es. eNeBaDa, Ponte do Sar 43C-1F, E15702 Santiago de Compostela, A Coruña, España. E-mail: asierrl@gmail.com.

<sup>4</sup> Departamento de Botánica, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, Calle Lope Gómez de Marzoa s/n, E15782 Santiago de Compostela, A Coruña, España. Tel: +34-981-813264. Email: pablo.guitian@usc.es

<sup>5</sup> Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Avenida Américo Vespucio s/n, Isla de la Cartuja, E41092 Sevilla, España. Tel: +34-954-232340. Email: luis.santamaria@ebd.csic.es

<sup>6</sup> Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, UIB-CSIC), C/ Miquel Marquès 21, E07190 Esporles, Illes Balears, España. Tel: +34-971-61 1818. Department of Life Sciences, Anglia Ruskin University, East Road, Cambridge CBI IPT, Reino Unido.

presencia del único haplotipo endémico en la más alejada y aislada. Sin embargo, la estructura espacial de los marcadores nucleares en Cabrera indica un considerable nivel de mezcla, compatible con la elevada conectividad que la dispersión de semillas por aves frugívoras proporciona actualmente a las poblaciones muestreadas.

**Palabras clave:** Estructura genética, dispersión de semillas, sabina costera, *Juniperus phoenicea turbinata*, impacto antrópico, prisioneros franceses, zorzal común, *Turdus phylomelos*, Napoleón.

## GENETIC STRUCTURE OF COASTAL JUNIPER IN CABRERA NATIONAL PARK: HISTORICAL AND CONTEMPORARY EFFECTS

### ABSTRACT

The use of Cabrera Island as concentration camp for Napoleon's soldiers captured in Bailén Battle (1808) probably caused the loss of most of the island's forest. More recently, the abandonment of agricultural activity in its Central Valley resulted in its fast recolonization by a Coastal Juniper forest. In both cases, the recolonization of the island's Juniper forests was probably mediated by zoochorous seed dispersal from local (Cabrera) and/or distant (Mallorca island) sources. The GENSABINA Project focused on estimating the contribution of historical (anthropogenic deforestation) and contemporary (seed dispersal by frugivorous birds) events on the genetic diversity and structure of Cabrera's Juniper forests. Juniper populations from Cabrera Archipelago showed a high (nuclear and chloroplastic) genetic diversity, particularly when compared with those in Mallorca Island and the Iberian Peninsula. Juniper populations from Cabrera Island are well differentiated from those in Mallorca Island, allowing for the identification of recent colonization events (which take place at low frequency: approx. 3% of individuals) consistent with seed dispersal by thrushes during the Autumn migration. Cabrera Island populations also show a moderate genetic structure, which differs between nuclear and chloroplastic markers. Chloroplastic markers show a decrease in genetic diversity caused by the impact of the overpopulation with French prisoners in 1809-14, as evidenced by the increase in genetic diversity in populations increasingly farther from former prisoners' camps and the presence of the only endemic haplotype in the most remote and isolated population. In contrast, nuclear markers show a high level of mixing, consistent with the high connectivity currently provided by birds.

**Keywords:** Genetic structure, seed dispersal, coastal juniper, *Juniperus phoenicea turbinata*, anthropogenic impact, French prisoners, song thrush, *Turdus phylomelos*, Napoleon.

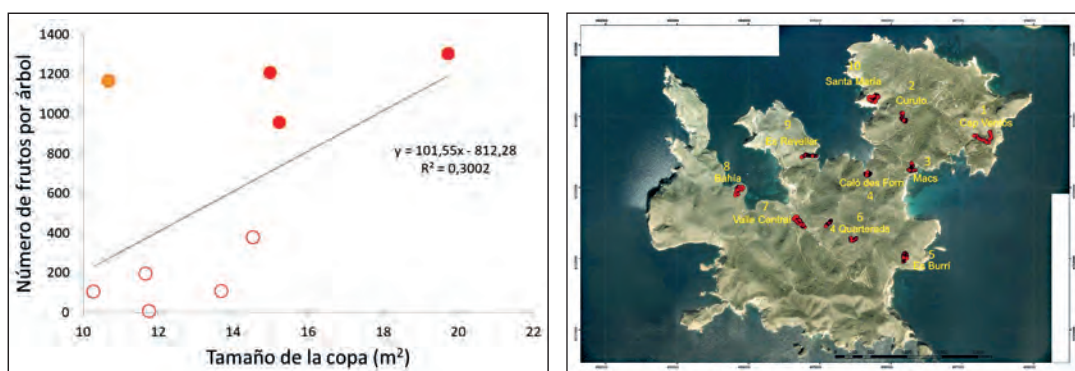
### INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de plantas no están compuestas por grupos de genotipos distribuidos aleatoriamente sobre un área geográfica, sino que

están estructuradas espacial y temporalmente. Esta estructura puede aparecer entre poblaciones diferenciadas geográficamente, entre grupos de individuos dentro de una población, o incluso en la descendencia de dichos individuos (LOVE-

LESS & HAMRICK 1984), y a menudo refleja el efecto combinado de eventos históricos y procesos ecológicos que operan en la actualidad. Los patrones espaciales y genéticos de las plantas pueden ser explicados, directa o indirectamente, por la heterogeneidad ambiental actual y el efecto de presiones de selección diferenciales derivadas de esta, pero también puede reflejar la huella de procesos históricos, como los cambios en la distribución de especies que siguieron a las

grandes fluctuaciones climáticas de los periodos glaciares e interglaciares cuaternarios (COMES & KADEREIT 1998). Aunque un gran número de trabajos han estudiado ya el efecto de los factores históricos sobre la estructura genética y la filogeografía de un amplio rango de especies de animales y plantas, la interacción entre los patrones históricos y los procesos poblacionales actuales (como la reproducción y la dispersión de semillas) han sido evaluadas más raramente.



**Fig. 1.** Panel izquierdo: Relación entre la cosecha de frutos y el tamaño de copa en 10 poblaciones de sabina costera de la Isla de Cabrera, en el otoño de 2012. Panel derecho: Distribución de las poblaciones de sabina costera cuya cosecha de frutos se muestra en el panel superior. Los códigos de color indican tres categorías de tamaño de cosecha y copa (rojo: cosecha y copa grandes; amarillo: cosecha grande – copa pequeño; blanco: cosecha y copa pequeños).

El proyecto GENSABINA se centró en evaluar el efecto combinado de los procesos históricos recientes, causados por cambios en las actividades humanas, y los procesos ecológicos actuales (principalmente, la dispersión de semillas) sobre la estructura genética de las poblaciones de sabina costera, *Juniperus phoenicea turbinata* (Guss.) Nyman, presentes en el Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera. Los polínicos analizados en Mallorca, Menorca e Ibiza sugieren que *Juniperus* (junto a *Buxus*, *Corylus*, *Ephedra* y otros mesofitos) fue una de las especies dominantes en la vegetación de las Islas Baleares hasta aprox. 5.000 años a.c. Desde entonces, su presencia disminuyó, para dar paso a especies de los géneros *Olea*, *Phyllirea*, *Pistacia* y *Erica* (GARCIA-CARRION et al. 2000; Fig. 1). Aunque aún persiste

cierto debate sobre los efectos relativos de los cambios climáticos y las consecuencias de la acción humana durante este periodo, el consenso predominante sugiere que los cambios descritos en la composición de la vegetación se debieron a la interacción de ambos factores. Aunque la sabina costera persistió de forma relativamente abundante en la vegetación de las islas, asociada a arenales y dunas costeros (donde aparecen las poblaciones más densas) o como acompañante en las formaciones de garriga, esta especie ha sufrido una creciente regresión en los últimos siglos, causada por la extensión de las explotaciones agrícolas, la intensificación del uso turístico en la zona costera y la introducción de herbívoros exóticos. Esta regresión también ha ocurrido en otras áreas de su distribución,

por lo que los sabinares costeros son uno de los Hábitats de Interés Comunitario protegidos por la Directiva de Habitats (92/43/EEC). En el Archipiélago de Cabrera, donde la presencia humana fue menos intensa, dicha regresión estuvo fundamentalmente desencadenada por dos eventos recientes (RITA & BIBILONI 1993): la deforestación asociada a la utilización de la isla como campo de concentración de prisioneros franceses tras la batalla de Bailén (1808-1813) y la puesta en cultivo de las áreas más fértiles de la isla de Cabrera (principalmente, el Valle Central) —que sumaron su impacto al de la explotación para madera/carbón y la introducción de herbívoros exóticos (principalmente la cabra; ALCOVER 1993) previos y posteriores a ambos eventos—. El sabinar costero persistió en las zonas más abruptas de la costa (Cap de Sa Carabassa, Punta des Burri, Cap Vermel, Cap de Llebeig y Cap Xoriger), en algunos cerros (Penyal Blanc y La Miranda), en las isla de Conills y en el islote des Fonoll (RITA & BIBILONI 1993, BIBILONI et al. 1993).

La regresión del sabinar del Archipiélago de Cabrera ha dado paso, sin embargo, a una espectacular recuperación en tiempos recientes, cuando algunos de sus factores causales han cesado de operar. Así, el abandono de los cultivos del Valle Central de Cabrera Gran (hace aproximadamente 40 años) y la erradicación de las cabras y ovejas asilvestradas (hace seis y dos décadas, respectivamente) han resultado en la rápida regeneración del sabinar costero en dicho Valle Central. Un elemento clave de esta recuperación ha podido ser, probablemente, la rápida dispersión de sus semillas por otro elemento clave de la biota de Cabrera: el zorzal común. Esta ave frugívora, abundante durante el invierno en el Archipiélago de Cabrera (GARCÍAS 2000), es el principal consumidor de los gálbulos y principal dispersante de las semillas de sabina costera (AMENGUAL, com. pers.), aunque otras especies también podrían contribuir a dicha dispersión (p.ej. la gineta, *Genetta genetta*; TRAVESET

1993). El amplio rango de vuelo de los zorzales hace suponer que, a pesar del cuello de botella poblacional sufrido por la sabina costera en este ciclo de regresión-recolonización, el aporte de semillas provenientes de individuos relativamente distantes haya resultado en el mantenimiento de niveles elevados de diversidad genética.

El uso de modelos espacialmente explícitos basados en el análisis de los movimientos de los frugívoros dispersantes representa, en este contexto, una herramienta clave para sintetizar los procesos ecológicos descritos y su contribución relativa al reclutamiento de las plantas estudiadas —en términos de la escala a la que la dispersión de semillas opera—, la relación que ésta guarda con la calidad de dicha dispersión (p.ej. supervivencia de semillas y plántulas en los sitios de deposición) y los efectos consiguientes sobre la estructura demográfica y la diversidad genética de las poblaciones. La predicción de los patrones de dispersión de semillas por frugívoros ha representado, tradicionalmente, un verdadero reto, debido a las grandes dificultades involucradas tanto en el seguimiento de los patrones de movimiento de los frugívoros (particularmente aquellos de pequeño tamaño), como en la medición de los patrones de deposición de las semillas (y, en particular, de los eventos de dispersión a larga distancia; SANTAMARÍA et al. 2008, VIANA et al. 2016). Han sido, por ello, escasos los trabajos que han abordado este objetivo hasta tiempos recientes (p. ej., LINK & DI FIORE 2006), particularmente en lo referido al desarrollo de modelos dinámicos y espacialmente explícitos. Sin embargo, el desarrollo reciente de varias técnicas complementarias (geoestadística, análisis molecular, seguimiento animal por telemetría, modelado basado en individuos) ha posibilitado esta tarea, despertando un creciente interés en su desarrollo (p.ej. MORALES & CARLO 2006, SANTAMARÍA et al. 2007, CAMPOS-ARCEIZ et al. 2008, COUSENS et al. 2010, RODRÍGUEZ-PÉREZ et al. 2012). Particularmente importante ha sido el desa-

rrollo de herramientas de análisis molecular, al permitir tanto la caracterización de procesos y patrones clave incluidos en los modelos (p. ej. estructura genética de la población, contribución relativa de la dispersión a corta y larga distancia) como la obtención de datos detallados con los que validar sus resultados (p.ej. origen y destino de los eventos dispersivos, mediante el genotipado de semillas y/o plántulas; GODOY & JORDANO 2001).

En este artículo, utilizamos una combinación de técnicas de geoestadística, análisis molecular, y modelado espacialmente explícito para evaluar la contribución de los procesos ecológicos actuales (como la dispersión de semillas por zorzales) y los procesos históricos recientes (principalmente, la regresión y posterior recolonización ocurridas, respectivamente, en los últimos 200 años y en las últimas tres décadas) sobre la estructura genética de las poblaciones de sabina costera en el Parque Nacional Archipiélago de Cabrera. Para ello, (i) estimamos la diversidad y estructura genética de las poblaciones de sabina costera del Archipiélago de Cabrera, y las comparamos con de poblaciones vecinas insulares (isla de Mallorca) y continentales (Península Ibérica y norte de África); (ii) evaluamos la contribución de la dispersión de semillas a corta y larga distancia (dentro vs entre islas); y (iii) desarrollamos modelos espacialmente explícitos, basados en descripciones de los procesos ecológicos e históricos subyacentes, y los contrastamos con los datos moleculares (diversidad y estructura genética)

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Distribución

El proyecto comenzó con una prospección detallada de la distribución de sabina costera en el Archipiélago de Cabrera, con el objetivo de mapear y caracterizar todas las poblaciones

importantes, en que la sabina costera puede considerarse la especie dominante del estrato arbustivo/arbóreo, e identificar las formaciones que incluyen individuos en menor densidad. Las 10 poblaciones principales de Cabrera y Conills fueron prospectadas, dejando fuera otras tres poblaciones de pequeño tamaño y difícil acceso. La prospección sirvió para georeferenciar las poblaciones, obtener datos básicos (tamaño de copa y cosecha de frutos) de 30 individuos reproductores en cada una de ellas y obtener material para los análisis moleculares (en los 30 individuos medidos previamente). Además, una parte mayoritaria de la población de sabina costera de la Cala de Santa María fue mapeada en detalle, lo que incluyó la georreferenciación y caracterización biométrica (tamaño y sexo) de más de 1500 individuos juveniles y adultos.

### Estructura genética

En 11 poblaciones del Archipiélago de Cabrera y 7 de la isla de Mallorca, recolectamos hojas y semillas de 30 individuos por población. A partir de estas muestras, aislamos marcadores nucleares específicos para *J. phoenicea turbinata*, que se aplicaron a la estima de la diversidad genética y el flujo génico dentro de y entre poblaciones. El aislamiento de marcadores de microsatélite fue efectuado por la compañía GenoScreen (Lille, France), a partir de muestras de ADN extraído de 8 individuos colectados en Cabrera y Mallorca, utilizando secuenciación de última generación 454 GS-FLX. El aislamiento de microsatélites fue exitoso, con 31.974 secuencias obtenidas de las que 6.874 contenían motivos de microsatélite. A partir de las secuencias con motivos de microsatélite, se diseñaron y validaron 244 pares de primers.

De los 244 pares de primers validados para los marcadores microsatélites desarrollados, evaluamos y optimizamos un total de 46 para su uso efectivo en las 18 poblaciones de sabina

costera muestreadas en Mallorca y el archipiélago de Cabrera. De estos 46 marcadores, seleccionamos 9 debido a su óptima ampliación en individuos procedentes de varias poblaciones, comportamiento diploide, discriminación sin ambigüedades («unambiguous scoring») y polimorfismo.

Con estos marcadores, completamos el genotipado de 20 individuos de todas las poblaciones de sabina muestreadas en Mallorca y en el Archipiélago de Cabrera. Con estos datos, evaluamos la diversidad genética y estructura poblacional de la sabina costera en estas islas. La elevada diversidad genética encontrada en el archipiélago de Cabrera, en comparación con la encontrada en Mallorca (ver debajo), aconsejó ampliar el muestreo a la Península Ibérica, con objeto de confirmar si la singularidad de las poblaciones de dicho archipiélago se confirmaba al incluirla en un contexto geográfico más amplio. Por este motivo, colectamos 10-30 individuos por población en cuatro localidades que cubren todo el rango geográfico de la especie en la Península Ibérica y una población adicional en el norte de África, y genotipamos 10 individuos de cada población.

Los datos de diversidad genética y de estructura poblacional encontrados, unidos al elevado número de reproductores por población, indicaron que la caracterización de los patrones de dispersión debía realizarse a una escala más amplia, centrándonos en los movimientos entre islas (de Mallorca a Cabrera) y entre poblaciones (dentro de la isla de Cabrera), en lugar de hacerlo a escala intra-poblacional.

### Flujo génico histórico

Para estimar la diversidad genética y el flujo génico histórico, evaluamos varias combinaciones de primers para la secuenciación del marcador cloroplástico petD en muestras de sabina costera

de Mallorca y el Archipiélago de Cabrera. Estos consistieron en los pares: 35forward-35reverse (GRIVET *et al.* 2001), P1petB1411F/ P1petB1365F -P1petD738R (Löhne 2005), y sak17F/sak19F-sak18R (Watts *et al.*, 2008). De todas las combinaciones de primers, los pares 35forward-35reverse (GRIVET *et al.* 2001) produjeron las mejores amplificaciones. La muestra inicial de 8 individuos, secuenciados en ambas direcciones, permitió editar las secuencias, y obtuvimos un total de 1388 pares de bases con máxima calidad. Este estudio preliminar demostró que la diversidad genética de las sabinas costeras es baja, con un total de 5 posiciones variables en un total de 1388 pares de bases en la evaluación de variabilidad a escala mayor, y un total de 3 posiciones variables en las localidades de Mallorca y Cabrera incluidas en la evaluación preliminar. Debido a que el marcador cloroplástico petD es uno de los marcadores cloroplásticos de copia única con más variación genética y que la variabilidad encontrada en el estudio preliminar es concordante con otros estudios realizados en especies gimnospermas, decidimos continuar con la secuenciación de este marcador genético en las poblaciones de estudio. En esta segunda fase, este análisis se extendió a 11 poblaciones del Archipiélago de Cabrera (N=164), 7 de la isla de Mallorca (N=74), 3 de la Península Ibérica (N=17) y 1 de Marruecos (N=12). Estos marcadores genéticos permitieron obtener una perspectiva más «histórica» del origen de las poblaciones, que complementó los datos obtenidos de los marcadores nucleares.

### Producción y remoción de frutos en las diferentes poblaciones

Durante el primer año del proyecto, estimamos el consumo de frutos por aves frugívoras utilizando una combinación de (i) observaciones directas en 30 individuos focales de 8 poblaciones de sabina costera (ya que en tres de las 11 prospectadas, menos del 15% de los árboles

tenían frutos), y (ii) análisis de defecaciones de las diferentes especies de aves frugívoras depositadas sobre, bajo o entre los individuos focales mencionados (sombra de semillas).

En las observaciones directas sobre individuos focales, marcamos tres ramas de cada uno de los individuos, registramos el número de frutos de cada una de las tres cohortes presentes (viejos, del año anterior; maduros, del año en curso; y verdes, que madurarían al año siguiente) antes de la llegada de la migración otoñal de las aves (septiembre 2013), y volvimos a registrarlos a intervalos de aproximadamente 2-3 semanas (intervalos variables debido a las dificultades de acceso por mar) desde ese momento hasta la desaparición de todos los frutos maduros (marzo 2013). El número de frutos retirados (consumidos + caídos) fueron referidos al número inicial de frutos presentes en dichas ramas, y corregidos para descontar el número de frutos caídos utilizando tres bandejas de aluminio colocadas bajo la copa del citado individuo (cubiertas con malla metálica para prevenir la depredación). También registramos la cosecha de frutos del individuo completo, con objeto de evaluar su potencial influencia sobre las tasas de visita y remoción.

Las limitaciones de acceso al Parque (debido al mal tiempo otoñal-invernal, excepcionalmente fuerte ese año), la cancelación de la campaña de anillamiento en el otoño-invierno de 2012-13 (con cuya colaboración contábamos en el plan de trabajo inicial) y la ausencia de fructificación en los dos otoños posteriores (ver debajo) nos impidieron realizar la identificación de los diferentes frugívoros responsables del consumo de frutos mediante algunos de los métodos planificados originalmente. Sin embargo, la combinación de técnicas utilizadas permitió comprobar que la práctica totalidad del consumo y deposición de semillas en las poblaciones muestreadas fueron efectuadas por zorzales; y tanto las observaciones de campo realizadas como los datos tomados en las campañas de anillamiento

anteriores indican que la gran mayoría de dichos zorzales pertenecen a una sola especie: el zorzal común, *Turdus phylomelos* Brehm.

### **Caracterización de los patrones de movimiento de los zorzales**

Los patrones de movimiento de los zorzales se estimaron durante el otoño-invierno de 2015, mediante el seguimiento de individuos capturados y radio-marcados en el valle central de la isla de Cabrera. Para estimar el movimiento de estos pájaros, que presentan movimientos de larga distancia en espacios breves de tiempo, utilizamos métodos de radio-seguimiento con emisores y receptores VHF.

Los individuos capturados fueron equipados con emisores PIP3 con batería Ag376 (30 ms, 60 ppm, 0.75 g de peso, <2% del peso del animal; Biotrack®, Dorset, UK) fijados a las rectrices de la cola (lo que permitirá que el animal se deshaga de él al mudar el plumaje). Tras un periodo de aclimatación >48 h, se determinó la posición de todos los individuos a intervalos de 30-45 min, desde el amanecer al anoecer, durante cuatro días consecutivos. Para ello, utilizamos una combinación de tres receptores manuales (dos receptores Televilt RX900 con antenas Yaggi y un receptor Telonics TR-4 con antenas 'H') situados en estaciones fijas de recepción, previamente seleccionadas tras estimar el error de localización de 15 puntos de recepción desde 8 estaciones candidatas. Estas estaciones estaban situadas en las laderas laterales, fondo y cabecera del valle central (rodeando el sabinar presente en el fondo de valle), para optimizar la recepción y minimizar la perturbación del movimiento de las aves marcadas. Las estaciones se georeferenciaron por medio de un GPS diferencial con precisión submétrica.

La triangulación de los datos recogidos en los tres receptores permitió registrar con precisión

los movimientos a corta distancia (<200 m) y cubrir con menor precisión los movimientos a larga distancia (>200 m). En cada evento de seguimiento, todos los receptores registraron simultáneamente el ángulo correspondiente a la máxima intensidad de la señal, sincronizándose mediante walkie-talkies. La localización de los animales marcados se estimó mediante el software LOAS® (Ecological Software Solutions).

### **Estima de la sombra de semillas empírica, de la densidad de plántulas en campo y del efecto del micrositio de deposición sobre la germinación de las semillas**

Durante el segundo año del proyecto, obtuvimos estimas de la lluvia de semillas en 7 de las 10 poblaciones marcadas en Cabrera. Para ello, colectamos los excrementos depositados en cada uno de los 30 árboles marcados y georeferenciados para el seguimiento de la cosecha de frutos, diferenciando aquellos depositados sobre+bajo la copa del árbol de aquellos depositados en el perímetro inmediato a esta (i.e., en una banda de 1,5 m alrededor del borde de la copa), así como todos aquellos encontrados en el transecto recorrido al visitar dichos árboles (en este último caso, los excrementos se georeferenciaron para obtener su posición relativa a los árboles marcados). Los excrementos fueron diseccionados para calcular el número de semillas de sabina costera depositados por la aves, y su patrón espacial de deposición.

Durante el segundo año de proyecto, iniciamos un estudio detallado de la sombra de semillas en la población que consideramos más aislada dentro de la isla de Cabrera, la existente en la Cala de Santa María. Para ello, planificamos la georeferenciación detallada y toma de muestras de (1) todos los individuos establecidos en la población (muestras foliares), y (2) las semillas depositadas en excrementos de zorzales den-

tro de esa misma población. Durante el invierno de 2014-5, georreferenciamos con GPS-diferenciales (precisión submétrica) 1391 individuos y registramos su tamaño, sexo (macho, hembra o hermafrodita) y estadio vital (plántula/brinjal, juvenil, adulto). Sin embargo, y a pesar de la abundante deposición de excrementos de zorzal detectada (y muestreada) en 2012-3, en 2013-4 y 2014-5 la deposición fue mínima, probablemente debido a la escasa producción de frutos.

Además, establecimos un experimento de campo para determinar el efecto del micrositio de deposición (claro vs arbusto/sabina) sobre la tasa de depredación de las semillas. Utilizamos para ello semillas de esa población obtenidas en 2013. Las semillas fueron ofertadas en 30 pequeñas bandejas de malla de plástico (10 semillas/bandeja) distribuidas aleatoriamente en dos tipos de microhábitat: suelo desnudo y bajo arbusto (N=15 por cada microhábitat), y revisadas a los 30 y 60 días para registrar el número de semillas aún presentes (no depredadas).

## **RESULTADOS**

### **Estructura genética**

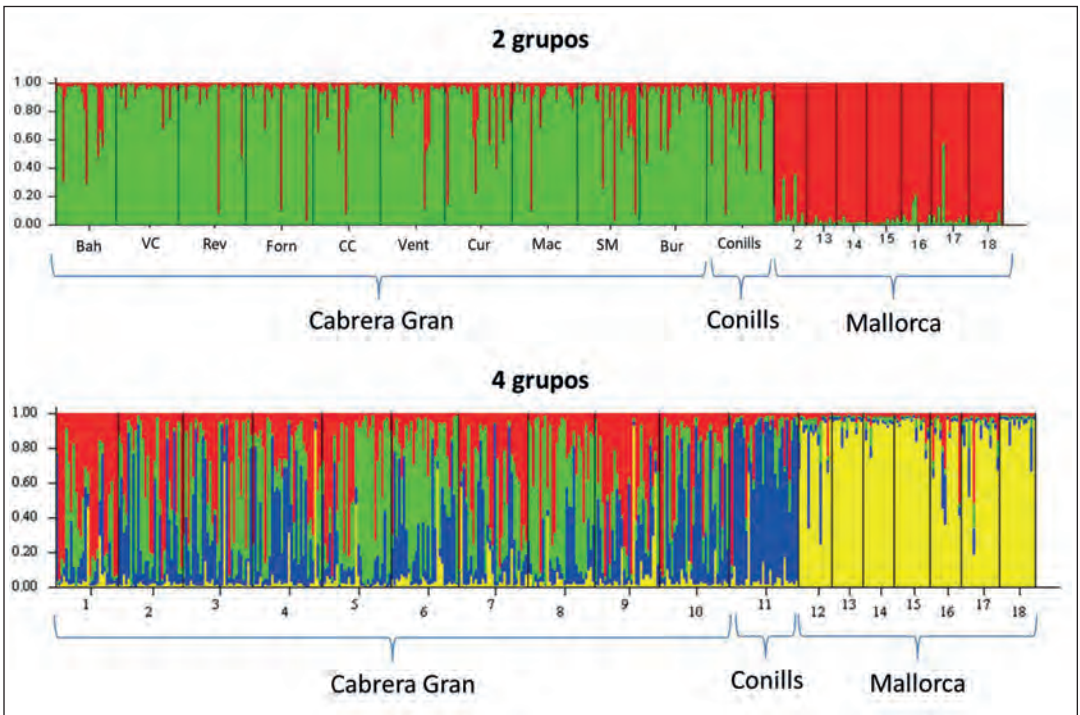
El análisis de marcadores nucleares indicó que, aunque con un flujo genético importante, existe estructura de población. Las muestras tomadas en islas (Mallorca, Cabrera y Conills) mostraron grandes diferencias con las muestras de la Península Ibérica y Marruecos, y una considerable estructura entre islas. Las estimas de estructura poblacional usando métodos tradicionales (F-statistics) indicaron estructura genética muy significativa en toda la zona de estudio (Archipiélago de Cabrera y Mallorca;  $F_{ST} = 0.0964$ ,  $P < 0.0001$ ), así como dentro del archipiélago de Cabrera ( $F_{ST} = 0.024$ ,  $P < 0.0001$ ) y dentro de Mallorca ( $F_{ST} = 0.1335$ ,  $P < 0.0001$ ). Las comparaciones de estructura genética entre pares de localidades mostraron que las poblaciones de



Mallorca estaban significativamente diferenciadas de las de Cabrera. Dentro del Archipiélago de Cabrera, las comparaciones entre localidades mostraron que la mayoría de ellas estaban diferenciadas, con la excepción de muy pocos pares de poblaciones.

Los análisis adicionales utilizando el programa STRUCTURE corroboraron la existencia de una separación clara entre la isla de Mallorca y el Archipiélago de Cabrera: los indicadores LnP

( $X|K$ ) y Delta K indicaron que la mayor parte de la variación puede explicarse separando los datos en dos grupos, que se corresponden exactamente con las 7 poblaciones de Mallorca versus las 11 de Cabrera y Conills (Fig. 2, paneles superior y medio). Además, si utilizamos un número de grupos superior a  $K=2$ , podemos observar que la mayor parte de la diversidad genética está presente en las poblaciones del Archipiélago de Cabrera, mientras que las de Mallorca son más homogéneas (Fig. 2, panel inferior).



**Fig. 2.** Estructura genética en 18 poblaciones insulares (isla de Mallorca y archipiélago de Cabrera) de sabina costera, inferida a partir del análisis de marcadores nucleares.

La clara separación entre las poblaciones de Mallorca y Cabrera permitió además identificar potenciales eventos de dispersión a larga distancia, entre ambos grupos de poblaciones. Estos eventos se producen de forma muy desproporcionada en una dirección (de Mallorca al archipiélago de Cabrera), aparecen con una frecuencia baja (por ejemplo, para

un umbral de asignación del 75%, aparecen 11 eventos sobre 300 observaciones hechas en Cabrera, lo que arroja una frecuencia del 3.7%) y de forma homogénea entre las diferentes poblaciones muestreadas en el citado archipiélago (1-2 eventos por población, en 8 de las 11 poblaciones muestreadas en Cabrera).

La asignación de los diferentes individuos muestreados a cada uno de los tres *pools* genéticos diferenciados en este análisis confirma la existencia de una cierta estructura poblacional, aunque con un flujo genético importante (datos no mostrados). Con excepción de la isla de Conills, donde tres de cada cuatro individuos pueden asignarse a un solo *pool* genético, el resto de las poblaciones del Archipiélago de Cabrera incluyen un 50-75% de individuos no asignables (esto es, con mezcla de los tres *pools*), y un 25-50% de individuos procedentes de al menos dos *pools* diferentes. Entre estos últimos, sin embargo, se aprecia una cierta estructuración entre la mitades occidental y oriental de la isla de Cabrera. Es destacable también que la población procedente de la recolonización reciente del Valle Central muestra proporciones similares de los tres *pools* genéticos, lo que sugiere la contribución reciente de individuos de los tres *pools* (y, por tanto, de diferentes poblaciones de Cabrera) a dicha colonización.

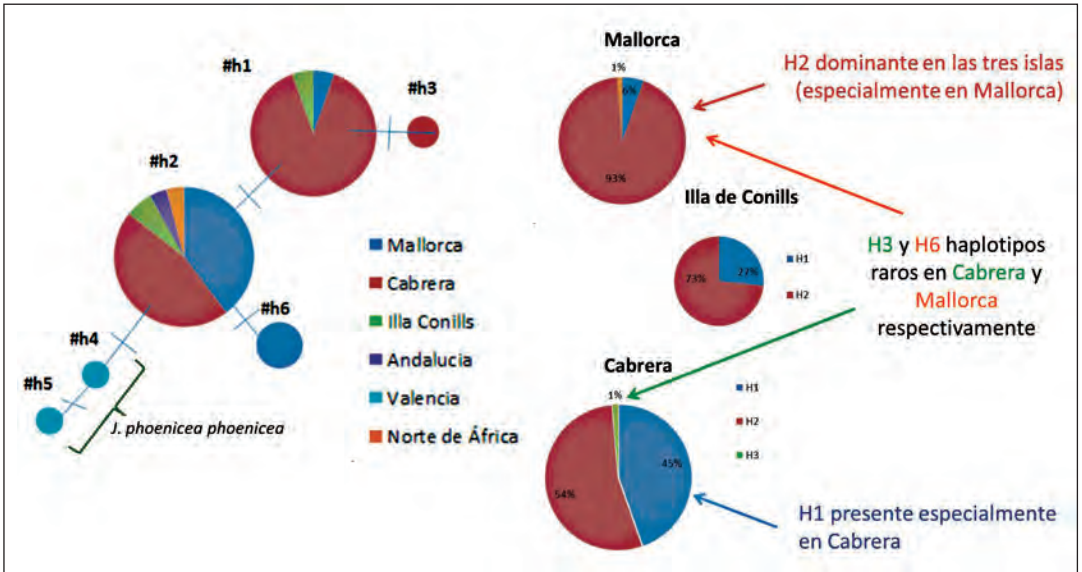
Los análisis con el programa STRUCTURE confirmaron también la mayor diversidad genética de las poblaciones del archipiélago de Cabrera, en comparación con la de la isla de Mallorca —todo ello en un contexto de baja diversidad genética—. Las poblaciones de Mallorca mostraron valores más bajos que las de la isla de Cabrera para la diversidad genética (media  $\pm$  error estándar:  $0.460 \pm 0.024$  vs.  $0.533 \pm 0.009$ ; rango:  $0.381-0.548$  vs.  $0.484-0.578$ ) y la diversidad estandarizada de alelos (media  $\pm$  error estándar  $2.27 \pm 0.10$  vs.  $3.24 \pm 0.05$ ; rango:  $1.87-2.66$  vs.  $3.09-3.62$ ), mientras que la población de la Isla de Conills muestra valores intermedios (diversidad genética:  $0.503$ , diversidad de alelos:  $2.89$ ). La diversidad genética también mostró cierta estructuración espacial en la isla de Cabrera: la riqueza alélica, por ejemplo, tiende a ser más baja en poblaciones costeras que en las de interior.

### Flujo génico histórico entre las poblaciones de sabina costera del Archipiélago de Cabrera y las de la isla de Mallorca

El estudio preliminar con una muestra inicial de 8 individuos demostró que la diversidad genética de las sabinas costeras de Mallorca y Cabrera era, a nivel de secuencia cloroplástica, muy baja: tan solo encontramos 2 posiciones variables en un total de 1388 pares de bases. La inclusión de 259 individuos adicionales de un área geográfica más amplia (Cabrera, Mallorca, Península Ibérica y Marruecos) confirmó la baja diversidad genética, aunque permitió ampliar a 5 el número de posiciones variables.

Los análisis realizados mostraron la existencia de un total de 6 haplotipos de *Juniperus phoenicea* L., de los que 4 correspondieron a las poblaciones de sabina costera mencionadas (*J. phoenicea turbinata*) y 2 a una población de sabina mora (*J. phoenicea phoenicea* L.) muestreada en la Comunidad Valenciana. Los haplotipos hallados incluyen un haplotipo de distribución muy amplia, presente en todas las áreas muestreadas (h2); otro restringido a las tres islas muestreadas, pero presente en todas ellas (Mallorca, Cabrera y Conills; h1); y dos haplotipos de distribución restringida, limitada respectivamente a Mallorca (h6) y Cabrera (h3), derivados del haplotipo dominante en la isla en la que aparecen (h2 en Mallorca, h1 en Cabrera) (Fig. 3a).

La frecuencia de estos haplotipos varía además considerablemente entre islas. El haplotipo de distribución más amplia (h2) es muy frecuente en el archipiélago de Cabrera (54% de los individuos muestreados en Cabrera y 75% en Conills) y domina casi en exclusiva en las poblaciones de Mallorca (93% de los individuos muestreados) (Fig. 3b). Mientras que el haplotipo exclusivo de las islas h1 es codominante en Cabrera (45%), relativamente frecuente en Conills (27%) y raro en Mallorca (6%). Los dos haplotipos endémicos de Cabrera y Mallorca, respectivamente, son además muy raros en las poblaciones en las que aparecen ( $\leq 1\%$  de los individuos muestreados).



**Fig. 3.** Red de haplotipos (panel superior) y frecuencia de los diferentes haplotipos (panel inferior) identificados en una muestra de 267 individuos de sabina costera del archipiélago de Cabrera, isla de Conills, isla de Mallorca, Península Ibérica y Marruecos.

Estos marcadores permitieron obtener una perspectiva más «histórica» del origen de las poblaciones que complementó los datos obtenidos de los marcadores nucleares. Sugieren la existencia de una elevada diversidad genética en el Archipiélago de Cabrera (Tabla 1), pero

indican también la homogeneidad genética de la especie en el Mediterráneo occidental, con dominancia de un haplotipo de distribución muy amplia tanto en las poblaciones peninsulares y Marruecos, como en las poblaciones insulares.

**Tabla 1.** Indicadores de diversidad genética estimados a partir del análisis de marcadores cloroplásticos en 267 individuos de sabina costera de la Isla de Cabrera, isla de Conills e isla de Mallorca.

Población	N	#haplotipos	h ± SD	π ± SD
Cabrera	148	3	0.512 ± 0.013	0.00108 ± 0.00101
Illa de Conills	15	2	0.419 ± 0.113	0.00086 ± 0.00093
Mallorca	74	3	0.129 ± 0.052	0.00027 ± 0.00045

Al igual que para los marcadores nucleares, la diversidad genética (tanto la diversidad de haplotipos como la de nucleótidos) muestra una clara estructuración espacial en la isla de Cabrera. Sin embargo, el patrón espacial fue muy diferente al de los marcadores nucleares: la diversidad tiende

a ser más baja en las poblaciones del Valle Central y su entorno, y aumenta al alejarse de éste hacia el noreste, alcanzando valores máximos en las poblaciones 10 (para la diversidad de nucleótidos), 2 y 4 (para la diversidad de haplotipos) (ver situación de éstas poblaciones en Fig. 1b).

## Producción y consumo de frutos

La prospección de la distribución de sabina costera en el Archipiélago de Cabrera permitió identificar, medir y muestrear 10 poblaciones en la isla de Cabrera y la vecina isla de Conills. La medición del tamaño y cosecha de frutos de 30 individuos reproductores por población evidenció la existencia de elevada variación inter- e intra-poblacional en ambas variables. La elevada variación inter-poblacional en cosecha de frutos estuvo muy correlacionada con el tamaño de los individuos reproductores, para todas las poblaciones excepto una (la población de Bahía, con individuos de escaso porte pero elevada producción de frutos; Fig. 1a). Para el periodo de estudio, la producción de frutos y semillas en la isla de Cabrera dependió casi exclusivamente de cuatro poblaciones, tres de ellas en o cerca del Valle Central (poblaciones 6, 7 y 8; Fig. 1b) y una en la otra gran bahía de la isla (Cala de Santa María, población 10; Fig. 1b).

Este patrón espacial fue similar en la producción de frutos verdes de dos años después (otoño de 2012), que determina la producción de frutos maduros del año siguiente (otoño de 2013). La producción de frutos dependió principalmente de tres de las cuatro poblaciones anteriores (6, 8 y 10), mientras que en una de ellas (la población 7, situada en el Valle Central) la producción disminuyó mucho de 2010 a 2013.

Las observaciones de remoción de frutos en 30 individuos focales de 8 poblaciones de sabina costera mostraron que esta se produce principalmente en el período diciembre-enero, cuando los zorzales invernantes han consumido ya otros frutos como acebuches y lentiscos. El consumo aumenta hasta alcanzar, a finales de febrero, el 60-70% de los frutos inicialmente disponibles. En esas fechas, los frutos que no han sido consumidos se han secado (manteniéndose, en una gran proporción, sobre las ramas), han caído al suelo o han sido depredados. En las po-

blaciones con una menor cosecha de frutos, estos son consumidos más rápidamente.

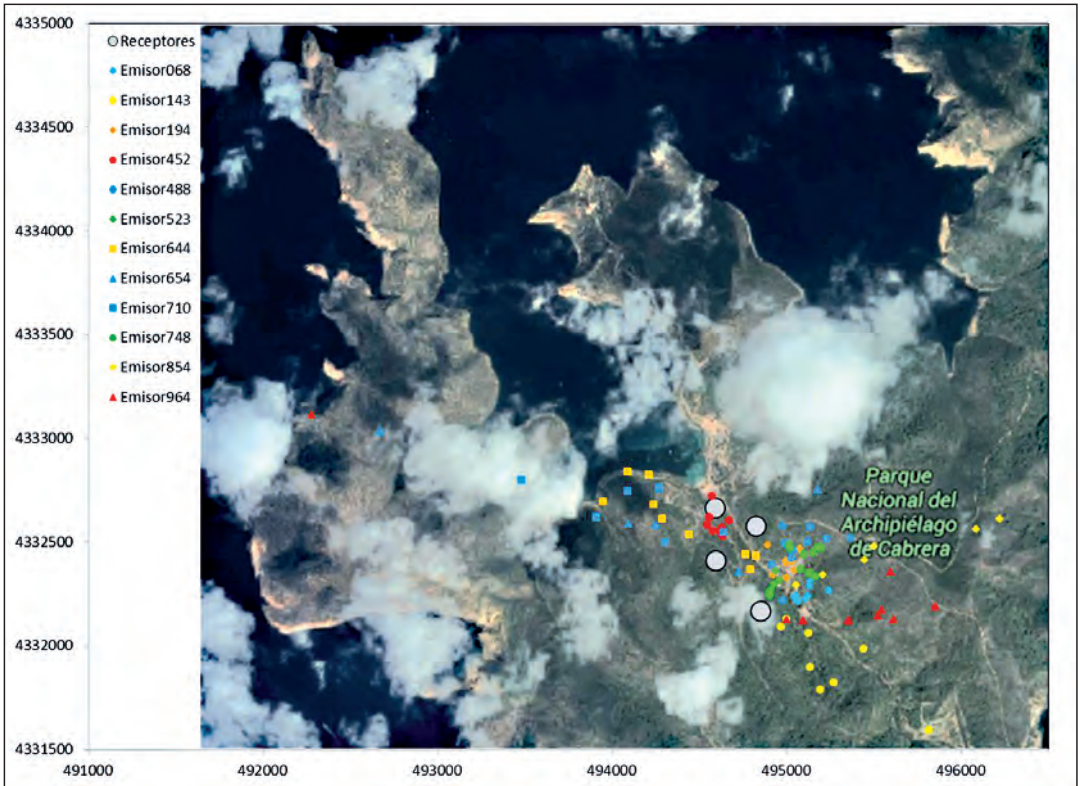
El análisis de defecaciones de las diferentes especies de aves frugívoras depositadas sobre, bajo o entre los individuos focales mencionados permitió comprobar que la práctica totalidad del consumo y deposición de semillas en las poblaciones muestreadas fueron efectuadas por zorzales. Además, la práctica totalidad de los excrementos recogidos en varias de las poblaciones muestreadas contenían tan solo semillas y restos de pulpa de sabina; mientras que los excrementos restantes contenían semillas y restos de lentisco, acebuche o labiérnago, y en muy raras ocasiones se encontró alguna defecación mixta (con varios tipos de semillas o pulpa). La deposición de semillas varió mucho entre poblaciones (y entre árboles dentro de las poblaciones), siendo máxima en localidades con una producción abundante de frutos como Cala de Santa María (10) y Cuatro Cuarteradas (6). En algunas poblaciones, se encontraron numerosas deposiciones con semillas a distancias considerables (decenas de metros) de los adultos reproductores; y en una de ellas (5, Es Burri), se encontró una abundante deposición de excrementos sobre un área muy amplia situada en la ladera opuesta a la población de sabinas muestreada (>300 metros).

## Caracterización de los patrones de movimiento de los zorzales

Los patrones de movimiento de los zorzales estimados durante el otoño-invierno de 2015, mediante el radio-seguimiento de individuos marcados en el Valle Central de la isla de Cabrera, indicaron que la mayoría realizan movimientos de muy corta distancia durante la mayor parte del día, intercalados con movimientos a larga distancia en los que se trasladan rápidamente a lo largo de todo el Valle Central, a otros valles contiguos y/o a las laderas situadas al otro lado

de la bahía de Cabrera (se presenta un ejemplo en la Fig. 4). Los datos indican también que los zorzales evitan las zonas sin cobertura arbustiva, lo que podría haber limitado la recolonización del Valle Central en los momentos iniciales. El

análisis detallado de estos datos servirá para estimar las normas de movimiento y preferencias de hábitat de los zorzales, con objeto de incorporarlos a los modelos de dispersión de semillas.



**Fig. 4.** Relocalizaciones de 12 individuos de zorzal común durante un período de 12 horas de radio-seguimiento en la isla de Cabrera. Los círculos grises indican la localización de los receptores.

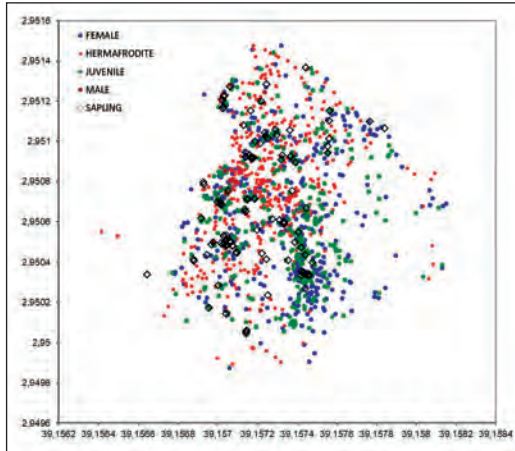
### Patrones espaciales de reclutamiento

El mapeado espacial de la población de Cala de Santa María incluyó la georreferenciación y caracterización biométrica (tamaño y sexo) de aprox. 1500 individuos y reveló la existencia de una importante estructura espacial, tanto en el tamaño y asignación sexual (machos, hembras y hermafroditas funcionales) de los adultos, como en la distribución de plántulas y brinzales (Figura 5). Los patrones de distribución indican la

existencia de patrones muy heterogéneos de reclutamiento centrados en ciertos elementos (como bordes de árboles y grandes rocas) que parecen favorecer la deposición de semillas por sus vectores (aves y, posiblemente, agua de escorrentía durante los episodios de precipitación intensa).

El experimento de campo para determinar el efecto del micrositio de deposición (claro vs arbusto/sabina) sobre la tasa de depredación de

las semillas evidenció que la presión de depredación es considerablemente mayor en zonas abiertas que en las cubiertas por arbustos.



**Fig. 5.** Distribución espacial de 1391 individuos de sabina costera en la Cala de Santa María, Isla de Cabrera. Los colores indican la asignación sexual de los individuos adultos, incluyendo los no reproductores («juveniles»). Los diamantes la localización de los brinzales (identificados por su pequeño tamaño, altura <20 cm, y presencia de hojas juveniles).

## Modelos geoespaciales

Los modelos geoespaciales desarrollados se utilizaron para evaluar el papel relativo de los factores históricos (principalmente, el impacto de los asentamientos de prisioneros franceses a principios del siglo XIX) y contemporáneos (principalmente, la conectividad por aves frugívoras y/o por transporte de polen) como determinantes de la estructura y diversidad genética entre las poblaciones del Archipiélago de Cabrera. En un segundo paso, utilizaremos los datos detallados de movimiento por aves y lluvia de semillas dentro de poblaciones para tratar de refinar dichos modelos.

Las predicciones de los modelos geoestadísticos fueron utilizadas para predecir dos tipos de variables respuesta, tanto para los marcadores

nucleares como para los cloroplásticos: (1) la diversidad genética de cada población: diversidad de genes para los marcadores nucleares, diversidad de haplotipos y de nucleótidos para los cloroplásticos; (2) la estructura genética de las poblaciones:  $F_{st}$ , para ambos tipos de marcadores. El ajuste de las predicciones a los resultados empíricos se realizó mediante tests de Mantel, que midieron la correlación entre variables para el primer grupo de indicadores (diversidad genética) y entre matrices para el segundo grupo de indicadores (estructura genética).

## Los modelos evaluados hasta la fecha han sido los siguientes:

(1) Efectos históricos: efecto de la distancia a los asentamientos de prisioneros franceses de 1809-14 (estimado a partir del mapa de GILLE 1892, en la versión actualizada por SMITH 2000) sobre la diversidad genética (nuclear y cloroplástica) de las poblaciones de sabina costera. Para cada población de sabina costera, el modelo calcula el coste medio de llegar desde cada uno de los asentamientos de prisioneros franceses, seleccionando el recorrido menos costoso, teniendo en cuenta la distancia y las siguientes funciones de coste (fricción): (1a) Fricción proporcional a la pendiente topográfica (asumiendo la ausencia de caminos). (1b) Fricción proporcional a la pendiente topográfica, pero reducida a lo largo de los caminos. Se evaluaron niveles de reducción del 25, 50 y 75%.

(2) Efectos contemporáneos: dispersión de semillas por aves frugívoras. Para cada población de sabina costera, el modelo calcula el coste medio de llegar desde/a cada una de las otras poblaciones de sabina, seleccionando el recorrido menos costoso, teniendo en cuenta la distancia y las siguientes funciones de coste (fricción): (2a) Fricción proporcional a la pen-

diente topográfica, con trayectorias que pueden incluir las zonas marinas adyacentes a la costa (esto es, asumiendo desplazamiento en vuelo). (2b) Fricción proporcional a la pendiente topográfica y a la presencia de masas arboladas ( pinares), asumiendo que estas últimas obstaculizan el vuelo. El modelo 2b evaluó incrementos de coste del 25, 50 y 75% debidos a la presencia de pinares.

(2) Efectos contemporáneos: dispersión de polen. Para cada población de sabina costera, el modelo calcula la conectividad por polen desde/a cada una de las otras poblaciones de sabina, teniendo en cuenta: (2a) La distancia y la intensidad del viento registrado en esa dirección durante los meses de enero-febrero, tomados de una rosa de los vientos con datos diezminutales de 2009 a 2016, rasterizada en

sectores de 5° y re-escalados entre 0.1 y 1. (2a) Ambas variables más la pendiente topográfica entre ambos puntos.

Los resultados de los análisis mostraron que los modelos de efectos históricos se ajustan bien a los datos de diversidad genética de marcadores cloroplásticos (ajustes significativos para la diversidad de nucleótidos y marginalmente significativos para la diversidad de haplotipos; Tabla 2). Los modelos basados en dispersión de semillas por frugívoros, por el contrario, mostraron ajustes pobres a los datos de diversidad ( $P > 0.39$ ,  $R < 0.32$ ) y estructura ( $P > 0.366$ ,  $R < 0.32$ ) genética. Como hemos mencionado anteriormente, estos últimos resultados deben considerarse como preliminares, ya que es posible que al refinar los modelos estos lleguen a explicar mejor los datos empíricos.

**Tabla 2.** Ajuste de los diferentes modelos geoestadísticos a los datos de diversidad y estructura genética estimados a partir de marcadores nucleares (microsatélites) y cloroplásticos (cpDNA).

Modelo geoestadístico	Coste	Microsatélites		cpDNA		
		Diversidad de genes	Estructura genética (Fst)	Diversidad de haplotipos	Diversidad de nucleótidos	Estructuragenética (Fst)
1a. Distancia + topografía		R <sup>2</sup> =0.25		R <sup>2</sup> =0.25	R <sup>2</sup> =0.79	
		P=0.14		P=0.13	P=0.0004	
1b. Id con caminos	75%	R <sup>2</sup> =0.18		R <sup>2</sup> =0.30	R <sup>2</sup> =0.50	
		P=0.23		P=0.068	P=0.016	
1b. Id con caminos	50%	R <sup>2</sup> =0.19		R <sup>2</sup> =0.29	R <sup>2</sup> =0.51	
	25%	P=0.20		P=0.099	P=0.017	
		R <sup>2</sup> =0.25		R <sup>2</sup> =0.25	R <sup>2</sup> =0.45	
		P=0.14		P=0.14	P=0.027	
2a. Distancia de vuelo + topografía		R <sup>2</sup> =0.041	R <sup>2</sup> =0.019	R <sup>2</sup> =0.0002	R <sup>2</sup> =0.0034	R <sup>2</sup> =0.03
		P=0.58	P=0.37	P=0.97	P=0.87	P=0.29
2b. Id + pinar	75%	R <sup>2</sup> =0.102	R <sup>2</sup> =0.012	R <sup>2</sup> =0.0083	R <sup>2</sup> =0.0001	R <sup>2</sup> =0.03
		P=0.40	P=0.47	P=0.83	P=0.58	P=0.27
2b. Id + pinar	50%	R <sup>2</sup> =0.102	R <sup>2</sup> =0.013	R <sup>2</sup> =0.0082	R <sup>2</sup> =0.0001	R <sup>2</sup> =0.03
		P=0.40	P=0.46	P=0.83	P=0.97	P=0.27
2b. Id + pinar	25%	R <sup>2</sup> =0.078	R <sup>2</sup> =0.015	R <sup>2</sup> =0.0041	R <sup>2</sup> =0.0002	R <sup>2</sup> =0.03
		P=0.45	P=0.43	P=0.88	P=0.96	P=0.28

## DISCUSIÓN

Los resultados del proyecto GENSABINA muestran que las poblaciones del Archipiélago de Cabrera presentan una diversidad genética (nuclear y cloroplástica) inusualmente elevada, particularmente en comparación con las poblaciones de Mallorca y, probablemente, con las continentales (Península Ibérica y norte de África), aunque la comparación con éstas últimas poblaciones debería ser confirmada a partir de un muestreo más amplio. Además, las poblaciones de la isla de Cabrera están marcadamente diferenciadas de las de la vecina isla de Mallorca, lo que indica su aislamiento genético. Esta diferenciación permite identificar eventos poco frecuentes de colonización desde Mallorca (aprox. 3% de los individuos muestreados), que contrastan con la ausencia de eventos similares en la dirección contraria (de Cabrera a Mallorca). Esta asimetría es consistente con los patrones de dispersión que cabe esperar durante la migración otoñal (norte-sur), coincidente con una alta disponibilidad de frutos, y primaveral (sur-norte), en que estos ya no están disponibles (han sido consumidos o se han echado a perder).

Las poblaciones del Archipiélago de Cabrera, la mayoría situadas en la isla de Cabrera, muestran tanto una estructuración espacial considerable como niveles elevados de flujo génico. Esta estructura es compatible con la coexistencia de una activa dispersión de semillas por aves frugívoras (principalmente zorzales) con dos efectos históricos (la reducción y pérdida de poblaciones durante la utilización de la isla como campo de prisioneros, a principios del siglo XIX; y la puesta en cultivo y abandono del Valle Central, entre mediados del siglo XIX y finales del siglo XX), cuya huella puede trazarse principalmente a través de los marcadores cloroplásticos (de herencia materna).

Así, la estructura espacial de las poblaciones de Cabrera para los marcadores cloroplásticos indica un empobrecimiento de la diversidad genética

consistente con el impacto de la sobreexplotación de los recursos de la isla por los prisioneros franceses hacinados en ella entre 1809 y 1814 —como muestran los modelos geoestadísticos basados en la distancia a los asentamientos de prisioneros—, correlacionados significativamente con la diversidad de nucleótidos. Este efecto podría explicar por qué las poblaciones más aisladas del norte de la isla albergan una mayor diversidad genética; y la más alejada y aislada (Cala de Santa María) albergó, en nuestro muestreo, el único haplotipo exclusivo de la isla.

En contraste, la estructura espacial de las poblaciones de Cabrera para los marcadores nucleares indica un considerable nivel de mezcla, compatible con una elevada conectividad entre las poblaciones muestreadas. La población de recolonización reciente en el Valle Central muestra individuos asignables a los tres *pools* genéticos de la isla, lo que sugiere que la recolonización incorporó individuos de las diferentes poblaciones de la isla. Estos resultados indican que la dispersión de semillas por zorzales es suficiente para asegurar tanto unas activas tasas de reclutamiento (y, cuando aparecen nichos vacíos como el Valle Central, recolonización) como un elevado flujo génico.

Los resultados del proyecto ponen en valor las poblaciones de sabina costera del Archipiélago de Cabrera, por su elevada diversidad y singularidad genética. Se recomienda, por ello, dedicar los esfuerzos necesarios a garantizar la preservación de dicha diversidad, teniendo en cuenta que para ello es importante conservar tanto las poblaciones de mayor tamaño del fondo y laderas del valle central (que albergan una elevada diversidad genética) como las poblaciones más pequeñas y aisladas del noreste de la isla e isla de Conills (de mayor singularidad).

Desde el punto de vista de las aves frugívoras migratorias, principalmente los zorzales, la considerable variabilidad encontrada en la cosecha de frutos de sabina en las distintas poblaciones de Cabrera, así como el ajuste de su consumo a



dicha cosecha, sugiere que para asegurar la disponibilidad de frutos es importante asegurar la conservación de varias de ellas. Sería conveniente confirmar si la disponibilidad de frutos en la isla depende o no de la de ciertas poblaciones clave, como se ha observado en este proyecto, por si es necesario dotarlas de una consideración o protección especial. Para ello, y dada la vecería mostrada por esta especie, sería recomendable monitorear la cosecha de frutos de las diferentes poblaciones durante varios años.

Los resultados obtenidos también sugieren que, a pesar de su carácter insular y aparentemente prístino, los ecosistemas de Cabrera están condicionados por perturbaciones antrópicas y eventos históricos tanto recientes como lejanos, moduladas a su vez por la influencia de procesos ecológicos a gran escala (como el transporte de semillas desde Mallorca, mediado por la llegada de aves migratorias como los zorzales). Por ello, sería recomendable considerar sus ecosistemas como dinámicos, aún en recuperación y reajuste tras un período de intenso impacto antrópico; y evaluar la influencia que acciones que tienen lugar fuera del entorno del Parque Nacional, como la caza de zorzales en la vecina isla de Mallorca, puede tener sobre sus ecosistemas.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos enormemente la información, entusiasmo y apoyo logístico aportado por

el personal del P.N. Archipiélago de Cabrera. El acceso a Cabrera no habría sido posible sin la ayuda de TRAGSA y del personal a cargo de la embarcación del IMEDEA, sobre todo su capitana Cayetana Casas. Agradecemos también la ayuda de Tania Veiga, Sarah Evans, Martina Bristow, Suzanne Maki, Lorena Basso, Lucía Latorre, Carmen Guerra y Juan Martínez en los muestreos realizados en el Archipiélago de Cabrera, y de Cristina Pérez y Carlos Moreno durante la campaña de seguimiento de zorzales realizada en la isla de Cabrera. Las campañas de campo y toma de muestras contaron con las autorizaciones pertinentes del Parc Nacional del Arxipèlag de Cabrera y la Conselleria d'Agricultura, Medi Ambient i Territori del Govern de les Illes Balears (Ref. 0005/2014) y del Espacio Natural Doñana y la Dirección General de Gestión del Medio Natural de la Junta de Andalucía (Ref. 2014/36). La captura y seguimiento de zorzales contó con los permisos de experimentación animal pertinentes, expedidos por la Dirección General de Producción Agrícola y Ganadera de la Junta de Andalucía (Ref. 14-17). Agradecemos la financiación del Programa de Ayudas a la Investigación en Materias Relacionadas con la Red de Parques Nacionales, del Organismo Autónomo de Parques Nacionales (OAPN), Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (ref. 476/2011). Agradecemos también a Pep Amengual los comentarios críticos a una versión previa del texto.

## **REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- ALCOVER, J. A. (1993): Els mamífers: un repte de biologia de la conservació. En: J. A. ALCOVER; E. BALLESTEROS y J. J. FORNOS (eds.): *Historia natural de l'Arxipèlag de Cabrera*, pp. 457-471. Ed. Moll. Mallorca.
- BIBILONI, G.; ALOMAR, G. y RITA, J. (1993): Flora vascular dels illots i addicions a la flora de Cabrera. En: J. A. ALCOVER; E. Ballesteros y J. J. FORNOS (eds.): *Historia natural de l'Arxipèlag de Cabrera*, pp. 179-206. Ed. Moll. Mallorca.
- CAMPOS-ARCEIZ, A.; LARRINAGA, A. R.; WEERASINGHE, U.; TAKATSUKI, S.; PASTORINI, J.; LEIMGRUBER, P.; FERNANDO, P. y SANTA-MARÍA, L. (2008): Behavior rather than diet mediates seasonal differences in seed dispersal by Asian elephants. *Ecology* 89: 2648-2691.

- COMES, H. P. y KADEREIT, J. W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Plant Sci*: 432-438.
- COUSENS, R. D.; HILL, J.; FRENCH, K. y BISHOP, I. D. (2010): Towards better prediction of seed dispersal by animals. *Funct. Ecol.*: 1163-1170.
- GARCÍA CARRIÓN, J. S.; MUNUERA GINER, M.; NAVARRO CAMACHO, C. y SÁEZ SOTO, F. (2000): Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. Viejas falacias y nuevos paradigmas. *Complutum* 11: 115-142.
- GARCÍAS, P. (1993): La migración de aves a través del Archipiélago de Cabrera. En: J. A. ALCOVER; E. BALLESTEROS y J. J. FORNOS (eds.): *Historia natural de l'Arxipèlag de Cabrera*, pp. 131-194. Ed. Moll. Mallorca.
- GILLE, P. (1892): *Mémoires d'un conscrit de 1808: les prisonniers de Cabrera* (3e édition). Ed. V. Havard. Paris.
- GODOY, J. A. y JORDANO, P. (2001): Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Mol. Ecol.* 10: 2275-2283.
- LINK, A. y DI FIORE, A. (2006): Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *J. Tropical Ecol.* 22: 235-246.
- LOVELESS, M. D. y HAMRICK, J. L. (1984): Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann Rev Ecol Syst* 15: 65-95.
- MORALES, J. M. y CARLO, J. A. (2006): The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology* 87: 1489-1496.
- RITA, J. y BIBILONI, G. (2000): La vegetació (Memoria del mapa de les comunitats vegetals). En: J. A. ALCOVER; E. BALLESTEROS y J. J. FORNOS (eds.): *Historia natural de l'Arxipèlag de Cabrera*, pp. 207-255. Ed. Moll. Mallorca.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ, J.; WIEGAND, T. y SANTAMARÍA, L. (2012): Frugivore behavior determines plant distribution: a spatially-explicit analysis of a plant-disperser interaction. *Ecography* 35: 113-123.
- SANTAMARÍA, L.; RODRÍGUEZ-PÉREZ, J.; LARRINAGA, A. R. y PIAS, B. (2007): Predicting spatial patterns of plant recruitment using animal-dispersal kernels. *PLoS ONE* 2: e1008.
- DOI:10.1371/journal.pone.0001008
- SANTAMARÍA, L.; LARRINAGA, A. R. y RODRÍGUEZ-PÉREZ, J. (2008): La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoocora. En: MAESTRE, F.; ESCUDERO, F. y BONET, A. (Eds.): *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*, pp. 449-493. Ed. Dykinson. Madrid.
- SMITH, D. (2001): *The Prisoners of Cabrera. Napoleon's Forgotten Soldiers 1809-1814*. Ed. Four Walls Eight Windows, New York.
- TRAVESET, A. (1993): Les relacions entre plantes i animals a l'illa de Cabrera. En: J. A. ALCOVER; E. BALLESTEROS y J. J. FORNOS (eds.): *Historia natural de l'Arxipèlag de Cabrera*, pp. 473-485. Ed. Moll. Mallorca.