

CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS, EVOLUTIVAS Y ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS ANFIBIOS DEL PARQUE NACIONAL DE LAS ISLAS ATLÁNTICAS DE GALICIA

GUILLERMO VELO-ANTÓN¹, ADOLFO CORDERO RIVERA¹ Y PEDRO GALÁN²

RESUMEN

El Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia (NO de la Península Ibérica) está constituido por cuatro archipiélagos: Cíes, Ons, Sálvora y Cortegada, formados durante el Holoceno, posteriormente al último periodo glacial (hace 8000-9000 años). Con la formación de las islas, tres especies de anfibios (*Salamandra salamandra*, *Lissotriton boscai* y *Discoglossus galganoi*) permanecieron aisladas de las poblaciones costeras más cercanas. Esta reciente insularidad de las poblaciones de anfibios proporciona una buena oportunidad para estudiar los procesos evolutivos particulares que ocurren en las islas, caracterizar genética y morfológicamente las poblaciones insulares y determinar las presiones antrópicas locales que amenazan la persistencia de los anfibios en estas pequeñas poblaciones cercanas a la costa. En este artículo resumimos los resultados y conclusiones del trabajo realizado durante 2004-2006, con el objetivo de: i) determinar el estado de las poblaciones de anfibios en las islas atlánticas; ii) llevar a cabo análisis filogenéticos de las poblaciones vivíparas insulares y poblaciones vivíparas y ovovivíparas de interior para conocer el origen del viviparismo en las salamandras del Parque Nacional; iii) caracterizar mediante análisis morfológicos y genéticos las poblaciones insulares comparándolas con poblaciones de interior y iv) indicar las principales amenazas de los anfibios, posiblemente responsables de anteriores extinciones en las islas. Señalamos asimismo las acciones prioritarias necesarias para evitar o minimizar las amenazas locales y mantener las poblaciones de anfibios insulares en el futuro.

Palabras clave: anfibios, conservación, *Discoglossus galganoi*, evolución, islas, *Lissotriton boscai*, *Salamandra salamandra*, viviparismo.

SUMMARY

The Atlantic Islands National Park of Galicia (NW Iberian Peninsula) is constituted by four archipelagos: Cíes, Ons, Sálvora and Cortegada, formed in the Holocene after the last glacial period (8000-9000 years ago). With the islands formation, three amphibian species (*Salamandra salamandra*, *Lissotriton boscai* and *Discoglossus galganoi*) became isolated from the nearby coastal populations. The recent insularity of the amphibian populations makes them a suitable model system to study the microevolutionary processes occurring in the islands, characterize genetically and morphologically those island populations and to

¹ Grupo de Ecología Evolutiva y de la Conservación, Departamento de Ecología y Biología Animal, Universidade de Vigo, E.U.E.T. Forestal, Campus Universitario, 36005 Pontevedra.

² Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidade de A Coruña, Campus da Zapateira, s/n. 15071 A Coruña.

identify the local anthropic pressures which threaten amphibian maintenance in these small and offshore islands. In this work we summarize the results and conclusions of previous studies during 2004-2006 aimed to: i) to determine the amphibian population status in the Atlantic islands; ii) to carry out phylogenetic analyses in the *S. salamandra* island viviparous populations and the ovoviviparous and viviparous mainland populations to know the origin of the viviparity in *S. salamandra* populations on the islands of the National Park; iii) to characterize through morphologic and genetic studies the islands populations, comparing them with mainland populations and iv) to indicate the main menaces to amphibian populations, likely responsible of previous amphibian extinctions on the islands. We also identify priority actions needed to avoid or minimize the local threats in the islands and to maintain these amphibian islands populations in the future.

Keywords: amphibians, conservation, *Discoglossus galganoi*, evolution, islands, *Lissotriton boscai*, *Salamandra salamandra*, viviparism.

INTRODUCCIÓN

Los medios insulares poseen un gran interés biológico debido a la particularidad de sus condiciones bióticas y abióticas, lo que los convierte en verdaderos laboratorios evolutivos (GRANT, 1998). A partir de la publicación de la teoría sobre la biogeografía de islas (McARTHUR & WILSON, 1967), la ecología insular se ha transformado en una ciencia predictiva, estimulando la labor de muchos ecólogos y evolucionistas.

El Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia está constituido por los archipiélagos de Cíes, Ons, Sálvora y Cortegada, originados por la subida del nivel del mar después de la última glaciación (hace unos 8000-9000 años, DÍAS *et al.*, 2000; VILAS PAZ *et al.*, 2006). Desde entonces, las islas permanecen separadas de la costa únicamente por 1-2 km, actuando el mar como una barrera efectiva, capaz de impedir la colonización de las islas por la mayoría de vertebrados terrestres no voladores, especialmente los anfibios, intolerantes al agua salada. La biología y ecología de los anfibios insulares es particularmente desconocida debido precisamente a su práctica ausencia de las islas oceánicas. La mayor parte de las especies de anfibios dependen de las masas de aguas dulces para realizar la reproducción (DUELLMAN & TRUEB, 1994); sin embargo, los medios dulceacuícolas son especialmente escasos en islas de pequeño tamaño, como las que integran el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. Es de esperar, por

lo tanto, que éste sea un grupo animal escasamente representado en él. Pese a ello, diversas especies de anfibios, tanto urodelos como anuros, han sido citados en estas islas (MATEO, 1997; GALÁN, 1999a, 1999b, 2003), aunque investigaciones recientes indican declives poblacionales muy marcados e incluso la extinción de varias especies (GALÁN, 2003). Actualmente, tres especies de anfibios (dos urodelos y un anuro) se encuentran presentes en el Parque Nacional: la salamandra común, *Salamandra salamandra*; el tritón ibérico, *Lissotriton boscai* y el sapillo pintojo ibérico, *Discoglossus galganoi* (GALÁN, 2003).

La presencia de anfibios en estos medios insulares es especialmente interesante desde el punto de vista de la investigación en ecología evolutiva y biología de la conservación. Así, existen evidencias de que la estrategia reproductora de *S. salamandra* es vivípara en el Parque Nacional (GALÁN, 2003, VELO-ANTÓN *et al.*, 2007), al igual que en las poblaciones presentes en las montañas de la Cordillera Cantábrica y Pirineos (GARCÍA-PARIS *et al.* 2003), y a diferencia de la estrategia ovovivípara, común en esta especie a lo largo de su distribución, incluyendo las poblaciones situadas en la costa adyacente a las islas.

Dada la reciente insularidad de las poblaciones de anfibios en las islas del Parque Nacional y el escaso conocimiento de su diferenciación (morfológica y genética) con respecto a las poblaciones costeras más cercanas, así como la peculiar estrategia

reproductora en *S. salamandra*, se establecieron los siguientes objetivos en este proyecto:

- (i) *Estudiar la distribución y tendencias poblacionales de los anfibios presentes en las islas, identificando los problemas para su conservación.* Para ello se realizaron muestreos durante 2004-06 para determinar el área de distribución de estas especies en las islas principales, estimar las tendencias poblacionales y confirmar la extinción de algunas especies en el archipiélago de Cíes. Durante los muestreos se prestó especial atención a la búsqueda de larvas de *S. salamandra* en los medios acuáticos para descartar la existencia de ovoviviparismo en las islas.
- (ii) *Conocer el origen del viviparismo en *S. salamandra* en las islas de Ons y San Martiño.* La aparición de esta novedad evolutiva en las islas puede ser debida a una colonización ancestral desde poblaciones vivíparas presentes en el norte de la Península, o bien, ser el resultado de un nuevo y reciente origen debido a presiones selectivas ocurridas en estas islas de pequeño tamaño. Para probar ambas hipótesis se analizaron genéticamente 15 poblaciones con estrategias reproductoras ovovivíparas, mixtas y vivíparas del norte peninsular así como las dos poblaciones de las islas de Ons y Cíes. A su vez, se comprobó la estrategia vivípara de las poblaciones en el laboratorio (mediante la observación de partos de hembras grávidas recogidas en las islas) y se compararon las diferentes estrategias reproductoras estudiando la reproducción (cronología de los partos y nº de crías) en poblaciones insulares (vivíparas) con respecto a los de poblaciones costeras cercanas (ovovivíparas).
- (iii) *Caracterización genética y morfológica de los anfibios de las islas.* Debido al aislamiento de las poblaciones de los anfibios en las islas, se decidió determinar el grado de diferenciación genética y morfológica existente entre las poblaciones insulares y continentales. Si las poblaciones insulares presentasen un grado de diferenciación elevado, se deberían considerar unidades

de gestión diferentes a las poblaciones continentales.

- (iv) *Estado de conservación de los anfibios.* Recientemente se han obtenido datos en dos de los archipiélagos que forman parte del Parque Nacional (Cíes y Ons) que indican la existencia de importantes declives poblacionales que afectan a diversas especies de anfibios y reptiles insulares, habiéndose obtenido también evidencia de que algunas especies se han extinguido en un pasado reciente (GALÁN 2003). El aislamiento insular y el tamaño muy reducido de las poblaciones, hace que sean especialmente vulnerables a los procesos de extinción; por ello, muchas de ellas se consideran amenazadas y por tanto, tienen prioridad cuando se elaboran los planes de manejo y conservación (BLANCO & GONZÁLEZ, 1992; PLEGUEZUELOS *et al.*, 2002). Dentro de la biología de la conservación, está documentado el que las especies que viven en medios insulares poseen una especial vulnerabilidad a los procesos de extinción, debido a su aislamiento en áreas restringidas y a su generalmente reducido tamaño poblacional, lo que las hace vulnerables a cambios estocásticos que se producen en el medio o en la composición, tanto demográfica como genética, de sus poblaciones (SOULÉ & ORIAN, 2001; PULLIN, 2002). En este estudio se identifican las amenazas que afectan a las poblaciones de anfibios en las islas y se proponen medidas de manejo para maximizar la viabilidad de estas poblaciones en el futuro.

MATERIAL Y MÉTODOS

Distribución de los anfibios en las islas y efecto del hábitat sobre la densidad de población en *S. salamandra*

La salamandra común se encuentra distribuida en la isla más meridional del archipiélago de Cíes (San Martiño) y en la isla de Ons. El tritón ibérico se distribuye en las islas de Ons y Sálvora, mientras que el sapillo pintojo se localiza en la isla de Ons y la isla de Sálvora (Figura 1). Los trabajos para determinar la presencia y abundancia de los

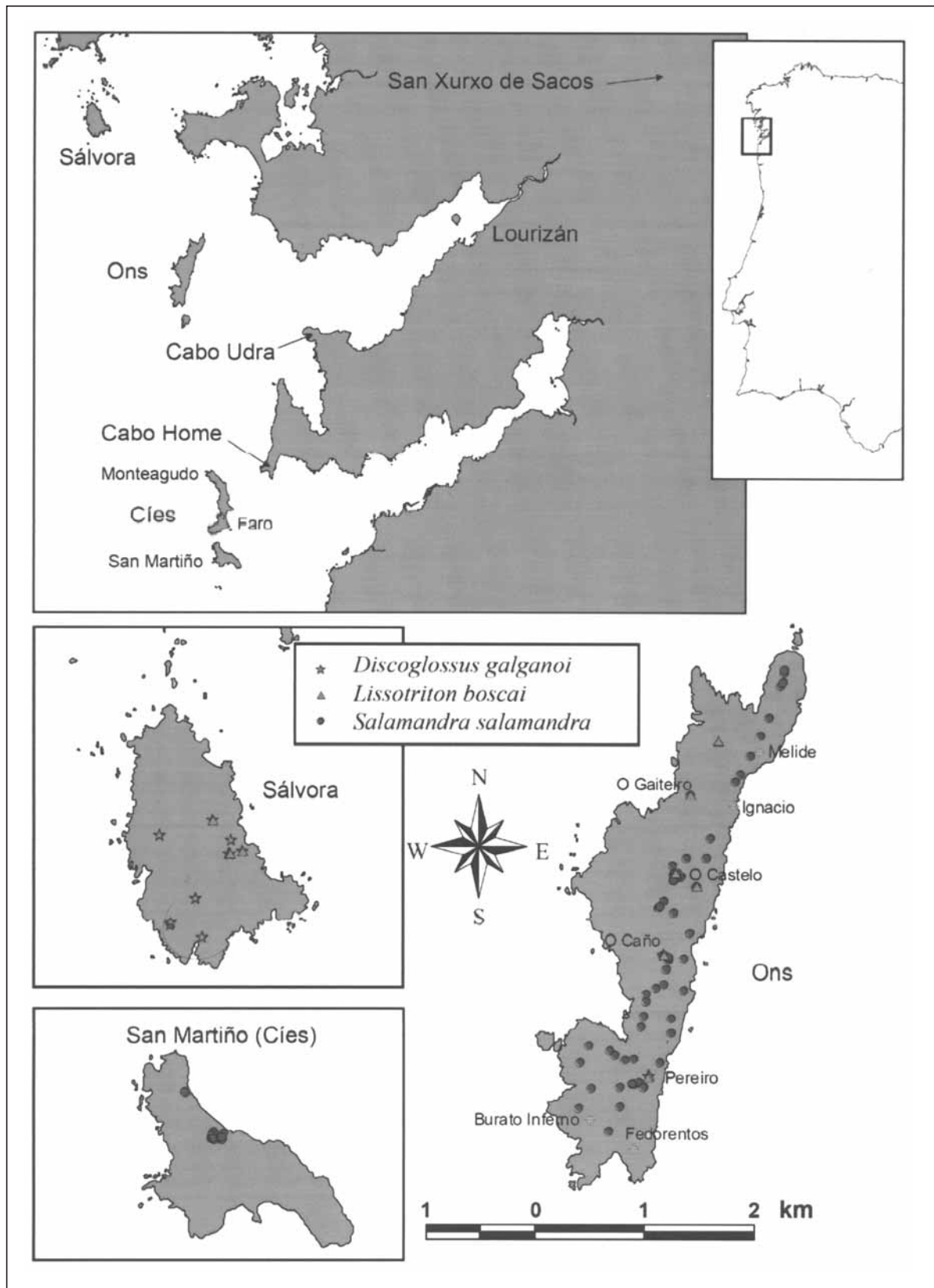


Figura 1. Mapa de las islas del Parque Nacional, mostrando la distribución de los anfibios en 2004-2006. Se indican además algunas localidades donde se han obtenido datos para comparación morfológica.

Figure 1. Map of the islands of the National Park, showing the distribution of amphibians in 2004-2006. Some localities where data were obtained for morphologic comparisons are also indicated.

anfibios en las islas fueron realizados desde 2004 a 2006 mediante muestreos diurnos y nocturnos. En la isla de Ons se realizaron estimas de densidad poblacional para *S. salamandra* mediante el conteo de individuos en transectos nocturnos, para probar la hipótesis de que las plantaciones de eucalip-tos disminuyen la densidad de esta especie. Los transectos fueron realizados en lugares dominados por tres tipos de vegetación: matorral de *Ulex*, plantaciones de *Eucalyptus globulus* y zona agrícola. El análisis estadístico empleado para estudiar el efecto del tipo de hábitat sobre la densidad de población fue un ANCOVA con la longitud del transecto como covariable (para más detalles véase CORDERO RIVERA *et al.*, 2007).

Con el objetivo de probar la hipótesis de la reproducción vivípara en las poblaciones insulares de *S. salamandra*, se realizaron muestreos exhaustivos en los medios acuáticos de las islas para localizar larvas durante los períodos más favorables en otoño e invierno. La presencia generalizada de larvas descartaría la reproducción vivípara como único modo de reproducción en las islas.

Estudio biométrico

Se han tomado medidas biométricas en animales vivos, mediante un calibre. En las tres espe-

cies se midió la longitud hocico-cloaca (LHC) y, en el caso de los dos urodelos, la longitud total, incluyendo la cola (LT). En todas ellas también se registró el peso. Asimismo cada animal examinado fue fotografiado, lo cual ha resultado especialmente útil para registrar la variabilidad fenotípica en la coloración de *S. salamandra*. Más detalles de este estudio biométrico puede encontrarse en CORDERO RIVERA *et al.* (2007).

Caracterización genética de *S. salamandra* y estudio del origen del viviparismo en las poblaciones insulares

Un total de 26 muestras de tejido fueron recogidas de las poblaciones vivíparas de las islas y 85 muestras de 2 poblaciones vivíparas, 3 mixtas y 10 ovovivíparas a lo largo del norte y centro peninsular (Tabla 1). Las localidades seleccionadas para el análisis fueron previamente estudiadas mediante análisis morfológicos y genéticos (ALCOBENDAS *et al.* 1994, 1996; GARCÍA-PARÍS *et al.* 2003), incluyéndose además poblaciones con ambas estrategias localizadas en zonas de contacto. Posteriormente se realizó la extracción de ADN de todas las muestras, la amplificación y secuenciación de 2 fragmentos de ADN mitocondrial (694pb de Citocromo Oxidasa I y 430

ID	Morfotipo	N	Localidad	Haplotipos	UTM X	UTM Y
1	<i>S. s. gallaica</i>	11	España: Pontevedra: isla de San Martiño	IV	508075	4672234
2	<i>S. s. gallaica</i>	15	España: Pontevedra: isla de Ons	IV, V, VI	505563	4692291
3	<i>S. s. gallaica</i>	3	España: Pontevedra: Vigo	IX	523681	4675792
4	<i>S. s. gallaica</i>	4	España: Pontevedra: Melide	III	511293	4678034
5	<i>S. s. gallaica</i>	1	España: Pontevedra: Bueu	III	519540	4683911
6	<i>S. s. gallaica</i>	1	España: Pontevedra: Lourizán	IX	527753	4695721
7	<i>S. s. gallaica</i>	2	España: Pontevedra: San Xurxo de Sacos	IX	541951	4707104
8	<i>S. s. gallaica</i>	11	España: Lugo: Trabada	IX, , X, XXIII, XXIV	516002	4810777
9	<i>S. s. gallaica</i>	10	España: Lugo: Lugo	IX, XI	545456	4762076
10	<i>S. s. bejarae</i>	2	España: León: Palacios del Sil	VIII	616996	4748022
11	<i>S. s. bejarae</i>	3	España: León: Isoba	IV	689630	4769739
12	<i>S. s. bejarae</i>	8	España: León: Lillo del Bierzo	IV	631799	4738230
13	<i>S. s. bernardezi</i>	10	España: Oviedo: Oviedo	XIII, XIV, XV	730874	4805447
14	<i>S. s. bernardezi</i>	10	España: Oviedo: Monasterio de Hermo	XVI, XVII, XVIII, XIX, XX, XXI, XXII	630909	4763424
15	<i>S. s. fastuosa</i>	10	España: Santander: Uceda	I, II, VII	276684	4793457
16	<i>S. s. fastuosa</i>	2	España: Huesca: Bosque de Oza	XII	684139	4735508
17	<i>S. s. bejarae</i>	5	España: Madrid: Pelayos de la Presa	N	381107	4467546

Tabla 1. Localidades de origen, asignación taxonómica (morfotipo), tamaño de muestra (N), identificadores de población (ID), red de haplotipos y coordenadas UTM (uso 29T) para las secuencias obtenidas en este estudio. (Fuente: VELO-ANTÓN *et al.*, 2007).

Table 1. Collection localities, taxonomic assignment (morphotype), sample size (N), population identifiers (ID), network haplotypes and UTM coordinates (zone 29T) for the sequences obtained for this study. (Source: VELO-ANTÓN *et al.*, 2007).

pb de Citocromo b). Los análisis llevados a cabo fueron análisis filogenéticos realizados mediante inferencias filogenéticas estándar y análisis filogeográfico con motivo de estimar las relaciones genéticas entre las poblaciones estudiadas, así como la estimación de flujo genético e historia poblacional (para más detalles véase VELO-ANTÓN *et al.*, 2007).

Caracterización genética de *Lissotriton boscai* y *Discoglossus galganoi*

Utilizando los datos depositados en el Genbank procedentes de los estudios filogeográficos de *L. boscai* y *D. galganoi* (MARTINEZ-SOLANO *et al.* 2006 y MARTINEZ-SOLANO 2004) y empleando los mismos marcadores moleculares para ADN mitocondrial (1500 pb de ND4 y D-loop en *L. boscai*, 1040pb de Cytb y ND4 para *D. galganoi*) hemos analizado 12 individuos del tritón ibérico y 13 del sapillo pintojo ibérico en las islas de Ons y Sálvora para conocer la diferenciación genética existente entre las poblaciones insulares y continentales desde su aislamiento por la acción de la subida del nivel del mar como consecuencia del deshielo después del último periodo glacial.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estado de las poblaciones y problemas de conservación

A partir de los muestreos realizados en este proyecto y la información proporcionada por el personal del Parque, se ha confirmado la presencia de los tres anfibios en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas, así como la extinción de *D. galganoi* en Cíes y de *S. salamandra* en las islas septentrionales de este archipiélago (Faro y Monteagudo). La Figura 1 muestra la distribución de las tres especies en el período de vigencia del proyecto (2004-2006). La comparación con los mapas publicados en GALÁN (2003) confirma que las poblaciones de la isla de Sálvora se encuentran en una situación estable, a pesar de que las primaveras de 2004, y especialmente 2005, fueron muy secas y no favorecieron la reproducción de *D. galganoi* (CORDERO RIVERA *et al.*, 2007). En la isla de Ons, *S.*

salamandra presenta una amplísima distribución y densidades muy elevadas, mientras que *D. galganoi* sólo mantiene dos colonias reproductoras (O Caño y Pereiró), y *L. boscai* presenta una situación muy similar a la de 2001-2002 (GALÁN, 2003), aunque su distribución era más amplia en el pasado (GALÁN, 1987). Finalmente en el archipiélago de Cíes no hemos podido encontrar ninguna evidencia de la permanencia de la población de *D. galganoi* conocida de San Martiño, y la situación de *S. salamandra* es crítica: sólo se han encontrado 40 individuos a lo largo de los tres años (CORDERO RIVERA *et al.*, 2007), aunque hemos localizado a esta especie en un área más amplia que los estudios previos (GALÁN, 2003).

Las causas del declive poblacional de los anfibios en Cíes, y, en mucha menor medida en Ons, se relacionan con cambios recientes en el hábitat. En Cíes, las plantaciones de especies arbóreas de rápido crecimiento, iniciadas en la década de 1950 (RICO BOQUETE, 1995), han supuesto la pérdida de varios manantiales (GONZÁLEZ-ALEMPARTE FERNÁNDEZ, 2003), y el arroyo de Concela, que en el pasado permitió el uso de la energía hidráulica para mover la piedra de un molino (véase la figura 6 en CORDERO RIVERA *et al.*, 2007), estaba completamente seco en alguna de las visitas realizadas en pleno invierno. De hecho, existe una clara correlación entre el grado de naturalidad de los manantiales de cada isla y el estado de conservación de las poblaciones de anfibios (GALÁN, 2003).

El efecto negativo de las plantaciones de eucaliptos sobre las poblaciones de anfibios se ha podido comprobar directamente en la isla de Ons. Los muestreos nocturnos realizados para evaluar la densidad de *S. salamandra*, han indicado que esta especie es muy abundante en las zonas de matorral de *Ulex-Cytisus*, y en las áreas agrícolas, pero su densidad es casi cero dentro de las plantaciones de eucaliptos (Figura 2; véase también CORDERO RIVERA *et al.*, 2007). Esta situación es probablemente el resultado combinado de la escasez de presas potenciales en el interior de los eucaliptales y de la menor humedad de este tipo de plantaciones.

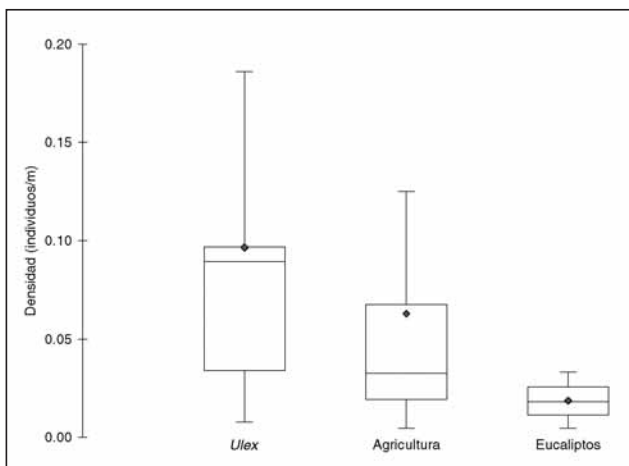


Figura 2. Densidad media de *S. salamandra* en transectos nocturnos en la isla de Ons en diferentes zonas de vegetación (Fuente: CORDERO RIVERA *et al*, 2007). *Ulex*: matorral dominado por *Ulex*, *Cistus* y *Cytisus*; Agricultura: zonas agrícolas y humanizadas; Eucaliptos: plantaciones de *Eucalyptus globulus*. El gráfico muestra una caja con el primer cuartil, la mediana (línea horizontal), la media (rombo), el tercer cuartil y los límites a partir de los cuales los datos son considerados anómalos. Un Análisis de la Covarianza (controlando por la longitud del transecto) indicó que la densidad media en el eucaliptal es significativamente menor que en los otros dos tipos de hábitat ($b=-0.327$, $t=-2.09$, $p=0.048$).

Figure 2. The mean density of *S. salamandra* in nocturnal transects at Ons in relation to different vegetation zones (Source: CORDERO RIVERA *et al*, 2007). *Ulex*: scrubland dominated by *Ulex*, *Cistus* and *Cytisus*; Agricultural: pasture lands and grassy fields; Eucalypts: plantations of *Eucalyptus globulus*. The graph shows a box with the 1st quartile, median (horizontal line), mean (diamond), 3rd quartile and both limits (the ends of the "whiskers") beyond which values are considered anomalous. ANCOVA analyses (including transect length as a covariate) showed that salamander density was significantly lower in eucalypt plantations than the other two habitat types ($b=-0.327$, $t=-2.09$, $p=0.048$).

Origen del viviparismo en *S. salamandra*

No se encontró ninguna larva en los hábitats acuáticos en las islas de San Martiño y Ons. Asimismo, comprobamos mediante partos en el laboratorio que 5 de 7 hembras procedentes de Ons parieron crías totalmente metamorfoseadas, una de ellas de más de 1 g de peso, cuando las larvas de las poblaciones ovovivíparas de la costa inmediatamente adyacente pesan por término medio $0,24 \pm 0,009$ g (SE, N=47 larvas de 5 hembras procedentes de Cabo Home). Las restantes dos hembras parieron larvas en un estado avanzado de desarrollo, con un peso medio en torno a los 0,2 g. Dado que este tipo de larvas no se hallaron en ningún muestreo en las islas, lo

más probable es que el transporte y mantenimiento en laboratorio hayan desencadenado partos prematuros (de hecho alguna hembra de las poblaciones costeras parió huevos en lugar de larvas, lo que apunta al estrés como causa de estos fenómenos). Debido al pequeño tamaño de la población de San Martiño, no se capturaron hembras preñadas, pero la ausencia de larvas en los medios acuáticos y un registro documentando partos de neonatos completamente metamorfoseados procedente de una hembra de esa isla (GALÁN 2003) confirman la existencia del viviparismo como única estrategia reproductora.

Los resultados filogenéticos (VELO-ANTÓN *et al*, 2007) separan en dos clados principales las muestras analizadas (Figura 3): el clado A, que agrupa a las poblaciones ovovivíparas, haplotipos de poblaciones mixtas y las poblaciones vivíparas de las islas y el clado B, que agrupa únicamente las poblaciones vivíparas del norte peninsular y el resto de haplotipos de la población mixta de Trabada. Dentro del clado A existen dos subgrupos: A1, el cual agrupa las poblaciones insulares junto con las poblaciones ovovivíparas más cercanas a las islas (Bueu y Melide), poblaciones ovovivíparas situadas en el noroeste peninsular y haplotipos de la población mixta de Ucieda; el subclado A2 contiene el resto de poblaciones ovovivíparas y dos haplotipos de las poblaciones mixtas de Trabada y Ucieda.

Los análisis filogeográficos (VELO-ANTÓN *et al*, 2007) muestran una mayor diversidad dentro de las poblaciones vivíparas continentales y el aumento del rango de expansión de estas poblaciones junto con la población gallega con estrategia mixta. Para el clado A2 (Figura 3) los resultados muestran una restricción del flujo genético debido al aislamiento por la distancia.

Caracterización morfológica

Los resultados biométricos obtenidos en *S. salamandra* muestran un menor tamaño corporal en las poblaciones insulares con respecto a las de la costa, siendo más evidente esta diferencias en la población de la isla de San Martiño (Tabla 2). Además, las salamandras de San Martiño pre-

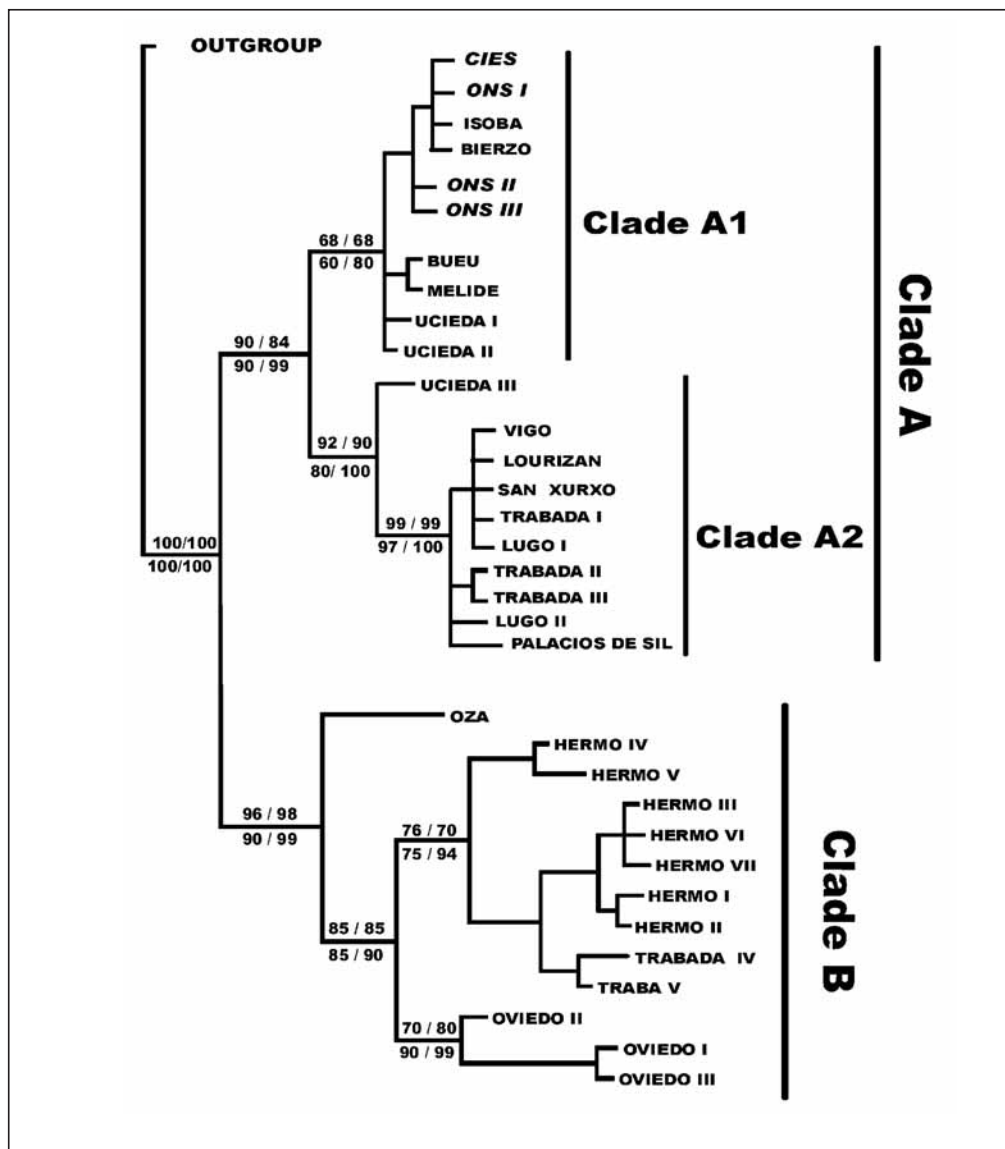


Figura 3. Arbol de máxima verosimilitud para los haplotipos de ADN_m de *S. salamandra*. Los números encima de los nodos son valores de bootstrap mayores que 60 obtenidos según los modelos de evolución mínima y máxima verosimilitud, mientras que los números debajo de los nodos indican los valores de bootstrap mayores que 60 según el modelo de máxima parsimonia y probabilidades a posteriori según análisis Bayesianos. Las líneas verticales representan los clados principales y subclados discutidos en el texto (Fuente: VELO-ANTÓN *et al*, 2007). Las poblaciones insulares se muestran en cursiva.

Figure 3. *Salamandra salamandra* ML tree of mtDNA haplotypes. Numbers above nodes are bootstrap values greater than 60 obtained under ME and ML, number below nodes MP bootstrap values greater than 60 and posterior probabilities from Bayesian analysis. We only show bootstrap values discussed in the text. Vertical lines represent the main clades and subclades discussed in the text (Source: VELO-ANTÓN *et al*, 2007). Island populations are indicated in *italics*.

sentan a menudo (48% de 40 individuos) un fenotipo con 3-4 manchas amarillas alargadas dorsales a cada lado del cuerpo (Figura 4), siendo las restantes típicamente punteadas (47%) o muy raramente melánicas (5%). Por el contrario, las salamandras de Ons (N=82) son en su inmensa mayoría punteadas (92%), presentándose el fenotipo de manchas alargadas sólo en un 2% de los individuos, y además se han observado individuos casi completamente rojos o amarillos (Figura 4). Estos fenotipos no concuerdan con la subespecie *bernardezi*, que es típicamente rayada (Figura 4).

El tamaño medio de los individuos de *Lissotriton boscai* en las poblaciones insulares es también menor que el de las poblaciones costeras (Tabla

3). No disponemos de suficientes datos para comparar las poblaciones insulares y costeras de *D. galganoi*.

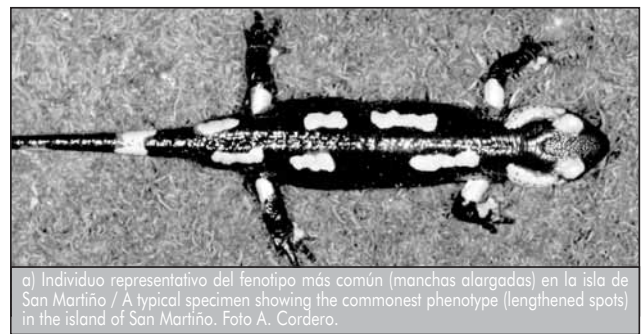
Caracterización genética de las poblaciones insulares

No se ha encontrado variabilidad genética en las 13 muestras secuenciadas de *D. galganoi* dentro de las islas de Ons y Sálvora, presentando el mismo haplotipo para los dos marcadores moleculares empleados y coincidiendo con el haplotipo "IX" encontrado en el estudio de la filogeografía de los *Discoglossus* ibéricos (MARTINEZ-SOLANO 2004) distribuido en el noroeste de la península (Asturias, norte de Portugal y León).

Origen	Sexo/edad	LT	SE	N
Ons	hembra	156.8	2.8	50
	macho	148.9	3.1	36
	juvenil	88.7	5.3	20
Total Ons		141.3	3.2	106
San Martiño	hembra	134.7	4.2	10
	macho	129.6	3.4	14
	juvenil	74.9	6.6	15
Total San Martiño		109.9	5.4	39
Cabo Home	hembra	176.6	6.0	11
	macho	165.5	4.2	19
	juvenil	81.5	40.5	2
Total Cabo Home		164.1	5.4	32
Lourizán	hembra	172.8	3.1	17
	macho	164.2	4.0	28
Total Lourizán		167.4	2.8	45
San Xurxo de Sacos	hembra	160.4	3.9	14
	macho	154.2	3.8	16
	juvenil	100.3	-	1
Total San Xurxo de Sacos		155.2	3.2	31
Total general		145.7	2.2	253

Tabla 2. Valores promedio de longitud total (LT, mm) y error estándar (SE) para las poblaciones insulares de *S. salamandra*, comparadas con poblaciones de la costa. La población de Cabo Home se encuentra en la costa inmediatamente enfrente de las islas, mientras que Lourizán se encuentra en el interior de la ría de Pontevedra, y San Xurxo de Sacos en el valle del río Lérez (que forma la ría de Pontevedra), por lo que constituyen un gradiente de distancia desde la costa (véase la Fig. 1).

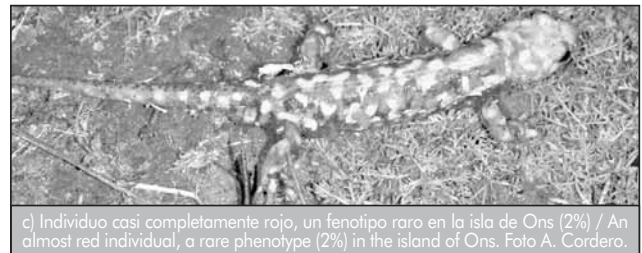
Table 2. Total length average values (LT, mm) and standard error (SE) for island populations of *S. salamandra*, compared with coastal populations. The Cabo Home population is on the coast in front of the islands, whereas Lourizán is inside of Ría of Pontevedra and San Xurxo in the Lérez river valley (which forms the Ría of Pontevedra), and therefore constitute a distance gradient from the coast (Fig. 1).



a) Individuo representativo del fenotipo más común (manchas alargadas) en la isla de San Martiño. / A typical specimen showing the commonest phenotype (lengthened spots) in the island of San Martiño. Foto A. Cordero.



b) Individuo representativo del fenotipo más común (punteado) en la isla de Ons. / A typical specimen showing the commonest (dotted) phenotype in the island of Ons. Foto A. Cordero.



c) Individuo casi completamente rojo, un fenotipo raro en la isla de Ons (2%). / An almost red individual, a rare phenotype (2%) in the island of Ons. Foto A. Cordero.



d) Un individuo rayado típico de la subespecie vivípara *bernardezi*. / A typical striped phenotype of the viviparous *bernardezi* subspecies. Foto P. Galán.

Figura 4. Variabilidad fenotípica en las salamandras insulares (a-c), comparada con un individuo rayado de la subespecie *bernardezi* (d) procedente de la sierra de Xistral (Lugo).

Figure 4. Phenotypic variability in insular salamanders (a-c) in comparison with a typical *bernardezi* individual, with yellow stripes, from the mountains of Xistral (Lugo).

Población	Longitud cabeza-cloaca (mm)		Longitud total (mm)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
<i>Ons</i>	40.35±0.40(45)	36.23±0.25(63)	77.29±0.85(44)	69.12±0.52(63)
<i>Sálvora</i>	40.62±2.94(2)	35.69±0.84(5)	79.76±5.95(2)	68.68±1.50(5)
Cabo Home	-	36.89±0.45(8)	-	70.97±0.97(8)
Cabo Udra	44.86±0.71(4)	38.37±0.63(12)	87.44±2.12(4)	73.97±1.10(12)

Tabla 3. Características morfológicas de las poblaciones insulares (en cursiva) y continentales de *L. boscai*. Se presenta media±SE(N).

Table 3. Morphological characteristics of island (in italics) and continental populations of *L. boscai*. Values are mean±SE(N).

Los individuos examinados de *Lissotriton boscai* presentaron 3 haplotipos, uno de los cuales es común en las islas de Sálvora y Ons e idéntico al de las poblaciones costeras de Galicia y el norte de Portugal (MARTINEZ-SOLANO *et al.* 2006), diferenciándose del de las poblaciones gallegas del interior. Los otros dos haplotipos se diferencian tan solo en una mutación del haplotipo común y son exclusivos de cada una de las islas.

En el caso de *S. salamandra* (datos analizados para el estudio del origen del viviparismo, véase VELO-ANTÓN *et al.*, 2007), se encontró un haplotipo característico de la isla de San Martiño y 3 en la isla de Ons (incluyendo el anterior haplotipo y dos endémicos para esta isla). Estos resultados reflejan mayor diversidad genética en la isla de Ons y coinciden con la mayor densidad poblacional de *S. salamandra* en esta isla (CORDERO RIVERA *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES Y MEDIDAS DE GESTIÓN

Estado de las poblaciones de anfibios en el parque

Las tendencias poblacionales y el estado de conservación de los anfibios del Parque Nacional difieren entre islas. El archipiélago de Cíes es el más afectado dentro del Parque ya que *D. galganoi* se encuentra actualmente extinto en estas islas y *S. salamandra* muestra un marcado declive poblacional, estando restringida a un pequeño territorio dentro de la isla de San Martiño (Figura 1, GALÁN 2003, CORDERO RIVERA *et al.*, 2007) y mostrando una escasa variabilidad genética (VELO-ANTÓN, datos sin publicar). Todo lo contrario sucede en la isla de Ons donde la densidad de población es muy alta y la especie es ubicua. El tipo de hábitat presente en estas islas parece ser el responsable de estas diferencias de densidad poblacional, mostrándose el paisaje dominado por eucalipto como el más perjudicial para la supervivencia de las poblaciones de *S. salamandra* (Figura 2). La isla de Ons está dominada por matorral formado por *Ulex*, *Cistus* y *Cytisus*, encontrando menores densidades en

aquellos lugares con plantaciones de eucaliptos. Por el contrario, el archipiélago de Cíes está prácticamente cubierto por plantaciones de *Eucalyptus*, *Pinus* y *Acacia*, relegando las pocas decenas de individuos de *S. salamandra* a una pequeña zona fuera de la influencia de estas especies arbóreas. El poder desecante de los eucaliptos (MONTROYA, 1995), unido a la escasez de insectos y otros invertebrados en estas plantaciones (ver revisión en VARELA DÍAZ, 1990), son las causas más probables de la regresión de los anfibios en estas islas. La influencia negativa de las especies arbóreas plantadas en las islas desde 1951 se hace patente en la isla de San Martiño donde con la sustitución de la anterior vegetación se determinó una disminución drástica del nivel de agua del arroyo de Concela, la única corriente de agua presente en la isla (GONZÁLEZ-ALEMPARTE FERNÁNDEZ 2003 y CORDERO RIVERA *et al.*, 2007).

La vegetación y los hábitats acuáticos presentes en las islas de Ons y Sálvora favorecen la presencia y abundancia de las otras especies de anfibios. El tritón ibérico (*L. boscai*) se encuentra ampliamente distribuido en ambas islas, mientras que el sapillo pintojo (*D. galganoi*) es abundante en Sálvora y está localizado en sólo dos puntos de la isla de Ons (Figura 1). Esta última especie requiere por tanto de medidas de gestión en Ons (véase más abajo).

Origen, escala temporal y posibles causas del viviparismo insular en *S. salamandra*

Nuestros resultados confirman la existencia del viviparismo como única estrategia reproductora en las poblaciones insulares de *S. salamandra* presentes en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Sin embargo y a diferencia del origen común de esta modalidad reproductora en las poblaciones vivíparas del norte peninsular (Cordillera Cantábrica y Pirineos, GARCÍA-PARÍS *et al.* 2003), los análisis filogenéticos y filogeográficos (VELO-ANTÓN *et al.*, 2007) muestran un nuevo origen del viviparismo en las poblaciones insulares. Las poblaciones vivíparas analizadas se separan en dos grupos bien diferenciados (Figura 3) dejando emparenta-

das, por un lado, a las poblaciones insulares con las poblaciones ovovivíparas de la costa más cercana (Bueu y Melide) y otras del noroeste peninsular (Isoba, Bierzo, Ucieda), y por otro, a todas las poblaciones vivíparas continentales junto con haplotipos de una población con estrategia mixta.

El patrón morfológico encontrado dentro de las poblaciones vivíparas estudiadas también difiere entre poblaciones insulares y continentales, concordando con el patrón genético de nuestro estudio. El fenotipo de las poblaciones vivíparas de las islas (tamaño, forma y coloración) es igual que el de la subespecie *S. s. gallaica*, distribuida en el oeste de la península e incluyendo a las poblaciones ovovivíparas de la costa gallega. Sin embargo las poblaciones vivíparas del norte de la península (subespecies *S. s. bernardezi* y *S. s. fastuosa*) presentan un menor tamaño, una forma diferente del hocico y un patrón de coloración rayado (Figura 4) (BAS & GASSER 1994 y ALCOBENDAS *et al.* 1996).

La reciente formación de las islas del parque (algo menos de 10.000 años) y la improbabilidad de una posterior colonización de las islas desde poblaciones costeras, debido a la intolerancia de los anfibios a la salinidad del mar, sugieren que el origen de esta novedad evolutiva en las islas ocurrió durante el Holoceno. Estos datos plantean una segunda transición desde el ovoviviparismo al viviparismo en *S. salamandra*, independiente de la originada en las poblaciones de la Cordillera Cantábrica y posibilitando su datación en un intervalo de tiempo reciente.

La rapidez con la que ha ocurrido este proceso microevolutivo ha sido posible gracias a la capacidad de una extrema retención oviductal presente en todas las especies dentro del género *Salamandra* y que origina procesos de canibalismo (oofagia y adelfofagia, DOPAZO & ALBERCH 1994, GREVEN 1998) dando lugar a procesos heterocrónicos entre las poblaciones vivíparas y ovovivíparas de *S. salamandra* (BUCKLEY *et al.* 2007).

La determinación de los agentes selectivos que han producido la transición de una estrategia

reproductiva ovovivípara a una vivípara en las islas atlánticas está todavía por establecer. VELO-ANTÓN *et al.* (2007) discuten las posibles causas haciendo referencia a una ausencia potencial de hábitats acuáticos que actuasen como una fuerza selectiva en las islas forzando a las poblaciones insulares a una retención oviductal más prolongada y, como consecuencia, a una cierta independencia del medio acuático al parir juveniles ya metamorfoseados en tierra. Sin embargo, la presencia de *D. galganoi* y *L. boscai* en Ons y de *D. galganoi* hasta épocas recientes en Cíes, cuyas larvas son exclusivamente acuáticas, sugiere que el agua no ha sido un recurso limitante desde la formación de las islas.

Caracterización genética y morfológica de los anfibios insulares

El aislamiento de las poblaciones de anfibios que habitan en las islas atlánticas del Parque Nacional ha permitido, a pesar de su reciente formación (DÍAS *et al.*, 2000; VILAS PAZ *et al.*, 2006), la diferenciación genética y morfológica de *S. salamandra* y *L. boscai* con respecto a las poblaciones costeras más cercanas. Morfológicamente estas dos especies muestran una reducción del tamaño corporal en las poblaciones insulares (Tablas 2 y 3), quizás debido a una mayor limitación en la disponibilidad de alimento.

Genéticamente, las dos especies de urodelos se caracterizan por presentar haplotipos endémicos en las islas de San Martiño (*S. salamandra*), Ons (*S. salamandra* y *L. boscai*) y Sálvora (*L. boscai*), aunque pueden ser el resultado de procesos mutacionales originados con el aislamiento insular o fruto de un mayor número de individuos analizados en las poblaciones insulares con respecto a las poblaciones costeras. En ambas especies, el haplotipo más frecuente fue el encontrado en las poblaciones costeras. Datos de microsatélites para las poblaciones insulares de *S. salamandra* (VELO-ANTÓN, datos no publicados) muestran una clara diferenciación genética entre islas, con diversos alelos endémicos en cada una de ellas, aunque estos datos necesitan ser todavía comparados con poblaciones costeras.

Discoglossus galganoi presenta una uniformidad genética a lo largo de las poblaciones continentales del noroeste peninsular (MARTINEZ SOLANO 2004) por lo que los marcadores moleculares utilizados no parecen ser los más apropiados para estudiar la hipotética diferenciación genética de las poblaciones insulares. Por otra parte, el análisis comparativo morfológico entre poblaciones insulares y continentales requeriría un mayor tamaño de muestra para conocer si se ha producido un proceso de diferenciación como ha ocurrido con los dos urodelos presentes en las islas atlánticas.

Manejo de las poblaciones insulares

Dada la peculiaridad evolutiva presente en las poblaciones insulares de *S. salamandra*, VELO-ANTÓN *et al.* (2007) proponen la consideración de las poblaciones del Parque Nacional de las Islas Atlánticas como una "Unidad Evolutiva Significativa" (ESU, MORITZ 1994) con el objetivo de evitar la desaparición de una novedad evolutiva originada con el aislamiento de dichas poblaciones hace unos 8000-9000 años y obtener un mayor grado de protección de esta especie en el parque, especialmente en la población de San Martiño donde sobreviven únicamente unas decenas de individuos.

En las últimas décadas los anfibios han sufrido procesos de extinción y dramáticos declives poblacionales por diferentes causas: destrucción y fragmentación del hábitat, enfermedades emergentes, entre las que destacan las producidas por hongos quitridios, el efecto del cambio climático, contaminación, el efecto de la radiación UV-B en la atmósfera, etc., poniendo en peligro la supervivencia de muchas especies (STUART *et al.* 2004). Junto a estas amenazas, el riesgo de extinción que sufren los anfibios en islas pequeñas es todavía mayor debido a las presiones ecológicas que tienen que soportar, al igual que sucede con las poblaciones de reptiles en estos medios insulares (FOUFOPOULOS & IVES 1999). La identificación de las amenazas locales en los anfibios del Parque Nacional de las Islas Atlánticas, así como las medidas necesarias para la conservación de las poblaciones de anfibios en el futuro, son ampliamente discutidas en GALÁN (2003) y CORDERO

RIVERA *et al.* (2007), destacando la necesidad de disponibilidad de hábitats acuáticos y de un manejo forestal adecuado para preservar los anfibios de las islas atlánticas.

En resumen, el principal problema de conservación de los anfibios del Parque es la desaparición paulatina de sus hábitats, algo que es muy pronunciado en Cíes, donde la vegetación original se sustituyó por plantaciones de árboles exóticos de rápido crecimiento, menos acusado en Ons, donde el abandono de actividades tradicionales puede suponer la desaparición de herbazales propicios a *D. galganoi*, y no detectable en Sálvora, que presenta condiciones muy similares a las de décadas anteriores, sin duda debido al carácter privado de la isla.

Acciones prioritarias:

- Eliminación paulatina, pero progresiva, de las plantaciones de eucaliptos y acacias en Cíes, especialmente en el entorno de la vaguada de Concela (isla de San Martiño). Asimismo, eliminación total de las plantaciones de eucaliptos en Ons y Sálvora, donde cubren una pequeña superficie, que es fácilmente controlable.
- Creación de charcas junto a los lavaderos de la isla de Ons. El diseño actual en todos los casos consta de un lavadero seguido por un rebosadero donde se puede generar una pequeña charca si el año es húmedo. El problema de este diseño es que los residuos de detergentes utilizados en el lavadero acaban en la charca donde se reproducen los anfibios. Sería conveniente que en los lavaderos en desuso se hiciese una charca que recogiese el agua de los manantiales, y, si es necesario un lavadero, situarlo después de la charca, y no antes de ella.
- Las poblaciones isleñas de *S. salamandra* son excepcionales por su viviparismo, por lo que deben considerarse como uno de los valores biológicos más relevantes del Parque. La publicación de trípticos sobre estos animales, para entregar a los visitantes, es una acción muy positiva de educación ambiental.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido subvencionado por el Organismo Autónomo de Parque Nacionales (072B/2002). Agradecemos a los trabajadores del Parque Nacional de las Islas Atlánticas su ayuda en los muestreos. Marina Alcobendas proporcionó muestras de tejido y ayudó en el trabajo de laboratorio. David Buckley proporcionó muestras

y mejoró con sus comentarios el manuscrito en lo relacionado con el estudio del origen del viviparismo. Mario García París participó en el diseño del estudio del viviparismo en las islas atlánticas y en la redacción del artículo que se ha generado a partir de esos datos. Guillermo Velo Antón ha sido subvencionado con una beca predoctoral de la Conselleria de Innovación, Industria e Comercio (Xunta de Galicia).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOBENDAS, M., DOPAZO, H. & ALBERCH, P. 1996. Geographic variation in allozymes of populations of *Salamandra salamandra* (Amphibia: Urodela) exhibiting distinct reproductive modes. *Journal of Evolutionary Biology* 9:83-102.
- ALCOBENDAS, M., DOPAZO, H. & ALBERCH, P. 1994. Genetic structure and differentiation in *Salamandra salamandra* populations from the Northern Iberian Peninsula. *Mertensiella* 4:7-23.
- BAS, S. & GASSER, F. 1994. Polytypism of *Salamandra salamandra* (L.) in north-western Iberia. *Mertensiella*, 4: 41-74.
- BLANCO, J. C. & GONZÁLEZ, J. L. (Editores) 1992. *Libro rojo de los vertebrados de España*. I.C.O.N.A., Colección Técnica. Madrid. 714 pp.
- BUCKLEY, D., ALCOBENDAS, M., GARCÍA-PARÍS, M. & WAKE, M.H. 2007. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution and development* 9: 105-115
- CORDERO RIVERA, A., VELO-ANTÓN, G. & GALÁN, P. 2007. Ecology of amphibians in small coastal Holocene islands: local adaptations and the effect of exotic tree plantations. *Munibe* (en prensa).
- DIAS, J.M.A.; BOSKI, T.; RODRIGUES, A. & MAGALHAES, F. 2000. Coast line evolution in Portugal since the Last Glacial Maximum until present - a synthesis. *Marine Geology*, 170: 177-186.
- DOPAZO, H. & ALBERCH, P. 1994. Preliminary results on optional viviparity and intrauterine siblicide in *Salamandra salamandra* populations from Northern Spain. *Mertensiella* 4: 125-137.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. 1994. *Biology of Amphibians*. (2ª ed.). McGraw-Hill. New York. 670 pp.
- FOUFOPOULOS, J. & IVES, A. R. 1999. Reptile extinctions on land-bridge islands: Life-history attributes and vulnerability to extinction. *American Naturalist* 153: 1-25.
- GALÁN, P. 1987. Notas preliminares sobre la herpetofauna de las islas Cíes y Ons. *Mustela*, 3: 64-69.
- GALÁN, P. 1999a. *Conservación de la herpetofauna gallega. Situación actual de los anfibios y reptiles de Galicia*. Universidade da Coruña. Servicio de Publicacións. Monografía N° 72. A Coruña. 286 pp.
- GALÁN, P. 1999b. Contribución al conocimiento de la herpetofauna de las islas de Galicia: Inventario faunístico y notas sobre la ecología y morfología de algunas poblaciones. *Chioglossa*, 1: 147-163.
- GALÁN, P. 2003. *Anfibios y Reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. Faunística, Biología y Conservación*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales.
- GARCIA-PARIS, M., ALCOBENDAS, M., BUCKLEY, D. & WAKE, D.B. 2003. Dispersal of viviparity across contact zones in Iberian populations of fire salamanders (*Salamandra*) inferred from discordance of genetic and morphological traits. *Evolution* 57:129-143.
- GONZÁLEZ-ALEMPARTE FERNÁNDEZ, J.M. 2003. *Crónicas históricas de las Islas Cíes*. Briga Edicións. Betanzos.
- GRANT, P. R. 1998. Patterns on islands and microevolution. En: Grant, P. R. (Ed.). *Evolution on islands*. Oxford University Press. Oxford. pp. 1-17.
- GREVEN, H. 1998. Survey of the oviduct of salamandrids with special reference to the viviparous species. *Journal of experimental zoology* 282: 507-525.
- McARTHUR, R. W. & WILSON, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Monogr. Pop. Biol., 1. Princeton Univ. Press. Princeton.

- MARTINEZ-SOLANO, I. 2004. Phylogeography of Iberian *Discoglossus* (Anura: Discoglossidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 298-305.
- MARTINEZ-SOLANO, I., TEIXEIRA, J., BUCKLEY, D. & GARCIA-PARIS, M. 2006. Mt-DNA phylogeography of *Lissotriton boscai* (Caudata, Salamandridae): evidence for old, multiple refugia in an Iberian endemic. *Molecular Ecology* 15: 3375-3388.
- MATEO, J. A. 1997. Las islas e islotes del litoral ibérico. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología, nº 3. Editorial Universidad de Granada & Asociación Herpetológica Española, Granada, pp. 343-350.
- MONTOYA, J.M. 1995. *El eucalipto*. Mundi-Prensa. Madrid.
- MORITZ, C. 1994. Defining "Evolutionarily Significant Units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9:373-375
- PLEGUEZUELOS, J. M., MÁRQUEZ, R. & LIZANA, M. (Eds.) 2002. *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-A.H.E., Madrid. 585 pp.
- PULLIN, A. A. 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- RICO BOQUETE, E. 1995. *Política Forestal e Repoboacións en Galicia. 1941-1971*. Santiago de Compostela: Servicio de Publicacións e Internambio Científico. Universidade de Santiago de Compostela.
- SOULÉ, M. E. & ORIANS, G. H. 2001. *Research priorities for nature conservation*. Society for Conservation Biology.
- STUART, S. N., CHANSON, J. S., COX, N. A., YOUNG, B. E., RODRIGUES, A. S. L., FISCHMAN, D. L. & WALLER, R. W. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- VARELA DÍAZ, R. 1990. Eucaliptos, celulosas e o forestal galego. ADEGA. Noia.
- VELO-ANTÓN, G., GARCÍA-PARÍS, M., GALÁN P. & CORDERO RIVERA, A. 2007. The evolution of viviparity in Holocene islands: Ecological adaptation *vs.* phylogenetic descent along the transition from aquatic to terrestrial environments. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45: 345-352.
- VILAS PAZ, A., GAMALLO LISTE, B., FRAMIL BARREIRO, J., BONACHE LÓPEZ, J., SANZ OCHOA, K., LOIS SILVA, M. & TOUBES PORTO M. 2006. *Guía de visita. Parque Nacional marítimo-terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid