

Facultad de Ciencias
Departamento de Botánica y Fisiología Vegetal



UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

Tesis Doctoral
Washington Tapia Aguilera
2024

**Análisis del papel funcional de las
tortugas gigantes e iguanas terrestres.
¿Son especies clave e ingenieras de los
ecosistemas de las Islas Galápagos?**

Director: Prof. Dr. James Gibbs

**Programa de doctorado: Diversidad Biológica y
Medio Ambiente**

Compendio de Publicaciones

**Tesis Doctoral
PhD Dissertation**

Análisis del papel funcional de las tortugas gigantes e iguanas terrestres. ¿Son especies clave e ingenieras de los ecosistemas áridos de las Islas Galápagos?



Washington Tapia Aguilera

Compendio de Publicaciones

Programa de Doctorado en Diversidad
Biológica y Medio Ambiente
Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga

Director: Prof. Dr. James Peter Gibbs

Tutora: Prof. Dra. María del Mar Trigo

UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Washington Hugo Tapia Aguilera

 <https://orcid.org/0000-0002-5222-1804>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es





**DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS
PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR**

D. WASHINGTON HUGO TAPIA AGUILERA

Estudiante del programa de doctorado de DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y MEDIO AMBIENTE de la Universidad de Málaga, autor de la tesis, presentada para la obtención del título de doctor por la Universidad de Málaga, titulada: *"Análisis del Papel Funcional de las Tortugas Gigantes e Iguanas Terrestres de Galápagos: Son Especies Clave e Ingenieras en los Ecosistemas Áridos del Archipiélago?"*

Realizada bajo la tutorización de M^a DEL MAR TRIGO PÉREZ y dirección del Dr. JAMES GIBBS

DECLARO QUE:-

La tesis presentada es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, conforme al ordenamiento jurídico vigente (Real Decreto Legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo.

Igualmente asumo, ante a la Universidad de Málaga y ante cualquier otra instancia, la responsabilidad que pudiera derivarse en caso de plagio de contenidos en la tesis presentada, conforme al ordenamiento jurídico vigente.

En Málaga, a 28 de julio de 2023

Fdo.: WASHINGTON TAPIA AGUILERA Doctorando	Fdo. MARÍA DEL MAR TRIGO PÉREZ, Tutora de la tesis
Fdo. JAMES GIBBS, Director de la Tesis	





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

El Dr. James Gibbs, Profesor Distinguido del Departamento de Biología Ambiental de la Universidad Estatal de Nueva York

ACREDITA

Que D. WASHINGTON HUGO TAPIA AGUILERA, Licenciado en Ciencias de la Educación y Profesor de Enseñanza Media en la Especialización de Biología y Química, ha realizado, en el Departamento de Botánica y Fisiología Vegetal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, las investigaciones que le han conducido a la redacción de la presente Memoria de Tesis Doctoral, titulada *"Análisis del Papel Funcional de las Tortugas Gigantes e Iguanas Terrestres de Galápagos: Son Especies Clave e Ingenieras en los Ecosistemas Áridos del Archipiélago?"* en la modalidad de compendio de publicaciones.

Que como director de la tesis hago constar que las publicaciones que avalan la misma no han sido utilizadas en tesis anteriores y que así mismo reúne los requisitos necesarios para ser sometida al juicio de la Comisión correspondiente. Por tanto, autorizo su exposición y defensa para optar al Grado de Doctor.

Y para que conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firma la presente acreditación en,

Málaga, a 28 de julio de 2023

Prof. Dr. James Gibbs

Director de la Tesis

UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



INFORME DE AVAL DE LAS PUBLICACIONES EN COAUTORÍA

JAMES GIBBS, director de la tesis titulada "*Análisis del Papel Funcional de las Tortugas Gigantes e Iguanas Terrestres de Galápagos: Son Especies Clave e Ingenieras en los Ecosistemas Áridos del Archipiélago?*" y presentada por El doctorando WASHINGTON TAPIA AGUILERA, del PROGRAMA DE DOCTORADO EN DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y MEDIO AMBIENTE de la Universidad de Málaga, hace constar que la tesis cumple con los requisitos de calidad del Programa de Doctorado. Además, los artículos publicados durante la tesis en revistas indexadas cumplen los criterios especificados por la ANECA, y no han sido utilizados en tesis anteriores.

A continuación, se indican los artículos publicados:

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2023). Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. *Conservation Letters*, 00, e12968.
<https://doi.org/10.1111/conl.12968>

Impact factor (JCR, 2023): 10.068. Cuartil: Q1

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2022). Galapagos land iguanas as ecosystem engineers. *PeerJ*, 10, e12711.

Impact factor (JCR, 2023): 3.061. Cuartil: Q1

Tapia, W., Goldspiel, H. B., & Gibbs, J. P. 2021. Introduction of giant tortoises as a replacement "ecosystem engineer" to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos. *Restoration Ecology*, e13476.

Impact factor (JCR, 2023): 4.181. Cuartil: Q1



La Dra. M^a DEL MAR TRIGO PÉREZ, Profesora Titular del Dpto. de Botánica y Fisiología Vegetal de la Universidad de Málaga

ACREDITA

Que la tesis titulada “*Análisis del papel funcional de las tortugas gigantes e iguanas terrestres. ¿Son especies clave e ingenieras de los ecosistemas áridos de las Islas Galápagos?*”, presentada por el doctorando WASHINGTON HUGO TAPIA AGUILERA para la obtención del grado de Doctor, ha sido realizada bajo mi tutorización en la modalidad de “Compendio de Publicaciones”.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmo el presente documento en Málaga, 20 de febrero de 2024



Análisis del Papel Funcional de las Tortugas Gigantes e Iguanas Terrestres de Galápagos: Son Especies Clave e Ingenieras en los Ecosistemas Áridos del Archipiélago?

Memoria presentada por Don Washington Tapia Aguilera para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Málaga.

El Doctorando:

Fdo.: Washington Tapia Aguilera

*A mi familia, con infinito amor para mi
esposa Patty y mis hijos, Isabela y Andrés*

Índice

Summary of the Thesis	3
Resumen	13
Prefacio	25
a. Formato de la Tesis	27
b. Aval y estructura de la tesis	27
c. Financiación de la tesis	28
d. Difusión y comunicación de los resultados de la tesis	28
e. Otras publicaciones relacionadas con la tesis	29
f. Agradecimientos	37
1. Introducción	41
1.1. Crisis de la biodiversidad	43
1.2. Importancia de las islas en la biodiversidad global	45
1.3. Importancia de los herbívoros como ingenieros de los ecosistemas en islas	46
1.4. Galápagos	47
1.4.1. Generalidades	47
1.4.2. Clima	50
1.4.3. Influencia del Clima en la Biodiversidad	53
1.4.4. Geomorfología	54
1.4.5. Biodiversidad	55
1.4.6. Flora terrestre	57
1.4.7. Zonas de Vegetación	57
1.4.8. Fauna terrestre	59
1.4.9. Herbívoros Nativos	61
1.4.10. Tortugas Gigantes	62
1.4.11. Iguanas Terrestres	65
2. Objetivos	69
2.1. Objetivos Específicos	70
3. Resultados	73
3.1. Introducción de tortugas gigantes como "ingenieras del ecosistema" sustitutas para facilitar la restauración de la Isla Santa Fe, Galápagos	75
3.1.1. Resumen	76
3.1.2. Antecedentes	77

3.1.3. Metodología	77
3.1.4. Resultados y Discusión	78
3.2. Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas	79
3.2.1. Resumen	80
3.2.2. Antecedentes	81
3.2.3. Metodología	81
3.2.4. Resultados y Discusión	82
3.3. La reintroducción de las tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema moldea las comunidades de plantas a escalas local y de paisaje	83
3.3.1. Resumen	84
3.3.1. Antecedentes	84
3.3.2. Metodología	84
3.3.3. Resultados y Discusión	85
4. Discusión General	89
4.1. Introducción de tortugas gigantes como "ingenieras del ecosistema" sustitutas para facilitar la restauración de la Isla Santa Fe, Galápagos	91
4.2. Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas	94
4.3. La reintroducción de las tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema moldea las comunidades de plantas a escalas local y de paisaje	97
5. Conclusiones	103
Conclusions	107
6. Bibliografía	113
7. Artículos Originales	141

Summary of the Thesis

Background

Due to their geographic isolation, oceanic archipelagos generally develop unique flora and fauna, which evolve with very little capacity to compete against other species (Darwin, 1859). Hence, they are very sensitive to direct or indirect human impact (N. Myers *et al.*, 2000b; Whittaker, 1998). Moreover, island fauna tends to have small populations and reduced genetic diversity having evolved from few individuals that achieved colonization, adaptation, and evolution on the islands to the point of shaping the species (Garrido-Pérez, 2020; Lomolino, 2000).

A clear example of this phenomenon is found in the Galapagos Islands, an oceanic archipelago formed completely by volcanic activity, and located directly on the equator over 600 nautical miles from the coast of Ecuador (DPNG, 2014). These islands have never been connected to any continental mass (Heads & Grehan, 2021) and, up until a little over 150 years ago, there were no humans on the islands (Grenier, 2007). Their geographic isolation, combined with their volcanic origins and tropical context, have generate many unique ecosystems (Trueman & d'Ozouville, 2010). Although species richness is not as great as expected for a tropical archipelago, Galapagos stands out for its many endemic species (Gosliner, 2009).

This pattern is the most apparent in the case of reptiles, for which 97% of the species in the Galapagos are endemic with many restricted to only one island, one specific volcano, or even to one area on an island (DPNG, 2014). Lacking colonization by large, giant tortoises and land iguanas have attained large body sizes, becoming the main large-bodied herbivores in the islands, causing many physical changes to their habitats and migration destinies because of their activities and movements (Gibbs *et al.*, 2010). Additionally, while other species also play a similar role, giant tortoises and land iguanas are fundamental in the process of seed dispersion of native and endemic plants (Heleno *et al.*, 2011; Traveset *et al.*, 2016), although they are not the only organisms responsible for this important task (Sadeghayobi *et al.*, 2011).

Giant tortoises named the archipelago (the Galapagos Islands or “Islands of Tortoises”) and are the most emblematic species, not only because they are ecologically essential for ecosystems where they inhabit, but also due to the important economic role that they currently play as the biggest eco-touristic attraction in the Galapagos (Izurieta, 2016). Unfortunately, they have also been the most directly and indirectly impacted species by the presence of human beings, which generated the extinction of three of the 15 original species and the drastic reduction in abundance and distribution of the rest, to the point where they are all species are listed as endangered according to the IUCN Red List of Threatened Species (Cayot & Tapia, 2009; Frazier, 2021).

The history of giant tortoises in the Galapagos is, in many senses, one of the most pitiable (Cayot & Tapia, 2015). Throughout centuries, the tortoise population was systematically decimated by mariners and whalers, reaching its most critical moment in the early XIX century during the peak of whale hunting in the archipelago. The elimination of these magnificent creatures is carefully documented in the registers of whale hunting and in the diaries of the mariners (Conrad & Gibbs, 2021). An extract from captain David Porter from the American frigate Essex, dated in 1813, illustrates this sad truth: “*we took on board from 200 to 300 of these animals...*”. Tortoises were captured and kept onboard during long periods, without any access to food or water, destined to later being consumed by the mariners during their long oceanic trips (Sulloway, 2021).

Furthermore, goats were introduced in many of the islands instead, as they were a reliable food source for the mariners in future trips (Conrad & Gibbs, 2021). As a result of the rapid elimination of tortoises, and the introduction of goats, the more arid islands transformed notably, with consequences that are visible to this day, especially due to the extreme decrease of arboreal cacti, which are known as keystone species for those islands as they are a vital food and shelter source for tortoises and many other species (Tapia *et al.*, 2021b; Tapia *et al.*, 2021c).

To revert this situation, the Galapagos National Park was constituted, and with the support of many organizations began a long-term campaign started with the aim of restoring the species of giant tortoises and the ecosystems on the islands there they inhabited (Snell *et al.*, 1988). Eradication of goats and other invasive mammals was the main action

initially, since they were competing for food, destroying habitats, and in some cases preying on giant tortoises (Tapia *et al.*, 2021b).

With the aim of restoring tortoise population in the 1960's, the Galapagos National Park Service and the Charles Darwin Research Station, centered their research on the status of the giant tortoise populations (Cayot, 2008). Since the 1970's, field research has included behavior analysis to determine the requirements for successful reproduction, nesting, and breeding. These results were later included to the activities in the initial breeding center, which was initiated in 1965 as a tool for the restoration of the most threatened species (Cayot *et al.*, 2011; Fritts *et al.*, 2000). Later in the 1980's, attention was extended to land iguanas, since the populations in Cartago Bay in Isabela Island and Conway Bay in Santa Cruz Island were close to extinction because of predation from wild dogs and cats. Meanwhile, on Baltra Island land iguanas had become extinct due to the establishment of United states military base during World War II; fortunately, a few individuals relocated in 1933 from Baltra to North Seymour Island were still alive (Cayot, 2008).

Simultaneously, the Galapagos National Park Service focused on the protection of tortoise nests in the wild, as well as the control and the eradication of introduced mammals where possible, through which a gradual recovery of many populations was initiated (Carrión *et al.*, 2008).

In the Galapagos, the process of rewilding or restoring reptile in ecosystems and even on islands where they were extracted from and where absent for long periods of time or their populations were reduced almost to functional extinction, has been ongoing for a long time. Started in 1965 in the case of tortoises with the breeding program for the species from Pinzon and Española islands, rewilding efforts have been extended to at least five more species (Tapia, 2005). To this day, captive rearing remains a necessary long-term tool carried out in three different centers to advance restoration of many populations (Gibbs *et al.*, 2021).

In the specific case of iguanas, due to the successful rewilding of the three intervened populations, the breeding program was discontinued in 2008, with the last relocation of

captivity-born iguanas completed in 1991 in Cerro Dragon (Conway Bay), in 1993 in Cerro Cartago, and in 2008 in Baltra (Cayot, 2008).

Although Galapagos is one of the most studied archipelagos on the planet, very few studies have been made about functional biodiversity and the ecological role of species, including those relocated or introduced as analogous species that originally inhabited an island, have been completed to this date (Tapia *et al.*, 2009). Consequently, the present doctorate dissertation aims to fill those voids by focusing on the main megaherbivore groups in the archipelago -giant tortoises and land iguanas- through an evaluation of their functional role in arid ecosystems on the Galapagos Islands. Hence the objectives are: (1) Comparing the role of giant tortoises as key species and arid ecosystems engineers on oceanic islands; (2) Analyzing the adaptation of giant tortoises in Española (*Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907)) introduced to Santa Fe as analogous species to contribute to the ecological restoration process of their ecosystems, and (3) Comparing the structure of plant communities with and without reptiles as ecosystem engineers on the scales of the site (with exclusions) and island (within islands with and without herbivore reptiles).

Introduction of giant tortoises from Española to Santa Fe Island to facilitate the ecological restoration process.

During this study, an evaluation of the functional role of giant tortoises and land iguanas was made, through evaluation of effects on the ecosystem of the introduction of juvenile giant tortoises from the species *Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907), originally from Española, as an ecological analog or ecologic replacement species of the endemic giant tortoise from Santa Fe Island (*Chelonoidis sp.*) which went extinct there over 150 years ago. The purpose of this introduction was for the tortoises to re-instate the functional role that the original species had prior to extinction.

Although the use of ecological analogues to re-establish the role of ecosystem engineer species is now increasingly common worldwide, but the attendant challenges and risks remain poorly understood; therefore, a monitoring system was designed to measure the effects of the first phase of Santa Fe's rewilding process with these reptiles was included,

after more than a century of absence of its main herbivore and unwanted changes generated by introduced goats while they were present on the island.

Unlike most rewilding efforts elsewhere, which focus solely on the fate of the released species, this study devoted equal effort to monitoring other ecosystem components. As a result, a long-term applicable monitoring manual was developed and published (Annex 1), and over a period of five years (2015-2020), key findings such as the following were obtained:

1. Release and successful establishment of the analogue species: A total of 551 juvenile and 31 subadult tortoises were released on the island, with most of them (85%) surviving and survivors exhibiting robust vital rates and growth patterns, similar to their conspecifics in their native range, which indicates the success of the rewilding process on Santa Fe.
2. Gradual dispersal: A modest dispersal of the animals was registered on the island, which could be due to the abundance of cacti (*Opuntia echios barringtonensis*), which provides them with a high availability of food and reduces the need for them to migrate while still at low densities. Although the tortoises have not rapidly covered the entire surface of the island as expected, they have gradually colonized approximately 10% of it since the release site.
3. Incipient changes: Although the study was found in a preliminary phase of the active restoration process and significant large-scale effects on the ecosystem were not detected, due to the number and size of the tortoises, the exclusion fences revealed evidence of incipient changes. It was shown that the tortoises, by consuming fruits and cladodes, were having an impact like what occurred in Española in the last 60 years, with a slight reduction in the regeneration of woody plants.
4. Absence of negative effects: The evaluation of possible risks for other species based on the data obtained, did not reveal any negative effects at the landscape level. In terms of contribution to the restoration of relationships and ecological processes interrupted on the island due to the prolonged absence of tortoises and the presence

of goats until 1979 when they were eradicated, a significant increase in the population of cacti of all ages was found, which also benefited the land iguanas, also endemic to the island.

5. Increase in the density of iguanas: An interesting effect was the notable increase in the density of the land iguana (*Conolophus pallidus*) endemic on the island associated with the introduction of tortoises. Before the tortoises were released, there were 4.5 individual iguanas per hectare, but five years after the return of the tortoises, 6.2 iguanas per hectare were recorded. This suggests a positive effect for iguanas. Although it could be a coincidence due to the recovery stage of the island after the eradication of the goats and the reintroduction of the tortoises, whether this positive effect will persist will become more evident with further monitoring.

In summary, a robust monitoring system was developed, which will permit lowering the monitoring frequency, and tracking what will happen with the system in the future associated with this ongoing rewilding effort.

The Galapagos land iguanas as ecosystem engineers

In this study a quasi-experimental situation was identified that was represented by two adjacent islands, very similar from a geological and ecological point of view, one with and one without land iguanas (*Conolophus subcristatus* Gray 1831). On the smaller Galapagos islands, land iguanas often dominate as the only large-bodied herbivore present (Fabiani *et al.*, 2011) and have been known to disperse seeds through great distances (Traveset *et al.*, 2016). Land iguanas also feed on many plant species (Costantini *et al.*, 2005). However, the ecosystem services that these megaherbivores provide to plant communities are largely unknown (Blake *et al.*, 2012; Traveset *et al.*, 2016).

Therefore, to understand the ecological role of land iguanas on arid islands and the possible ecological implications for their restoration, high-resolution images were used to map and characterize the composition of plant communities on each island. The two contrasted islands are similar in size, adjacent, and comparable in most respects, except

for the presence of herbivores, thus controlling for factors that potentially structured plant communities unrelated to land iguana herbivory.

Analyses of more than 1000 plots of 5x5 meters was carried out on each of the studied islands. The results revealed remarkable disparities in vegetation. Specifically, a significantly lower presence of woody plant cover was found in areas inhabited by land iguanas compared to areas where this species was not present. In addition, it was found that in the presence of iguanas there was much higher density of grasses and a considerable decrease in cacti. An interesting finding was the change in the dispersion pattern of cacti in the presence of iguanas. These were found to be more dispersed in areas where iguanas were present, while in Plaza Norte, where there were no iguanas, cacti were more abundant and densely grouped.

A greater impact of sea lions (*Zalophus wollebaeki*) that use the islands for basking and resting, was observed on one of the islands, although the possibility was raised the differences observed in vegetation could be due to variation in topography. However, it was evident that on Plaza Norte it was difficult for sea lions to move due to the presence of woody plants, while in Plaza Sur, the combination of the topography and the absence of woody plants, facilitated the access of sea lions. These animals, in turn, alter the soil with their depositions. It is likely that iguanas play a key role in the beginning of this process through their direct impacts on vegetation, fostering a secondary effect on the plant community generated by the iguana-induced incursion of sea-lions onto the islands.

Finally, although the hypothesis of the cascading effect of the sea lions constitutes an assumption, it is considered of great importance, since it is gradually modifying the ecosystem in Plaza Sur. Land iguanas play a critical role in opening areas that sea lions take advantage of. Therefore, it is recommended to continue monitoring these three systems in the future, which will allow generating management strategies based on the results obtained.

These results clearly indicate that the presence and activity of land iguanas have a profound impact on the composition and distribution of vegetation in Galapagos. The influence of iguanas in the reduction of woody cover and cactus density suggests that this

species plays an important role in the structure and dynamics of the ecosystem and affects many other species. These results offer a deeper understanding of the interactions between fauna and flora on the studied islands and may have important implications for the conservation of their biodiversity and the management of these unique ecosystems. It is crucial to consider the presence and behavior of land iguanas when designing conservation and/or rewilding strategies on these islands, to ensure the maintenance of the ecological integrity and resilience of their ecosystems.

The reintroduction of giant tortoises rebuilds plant communities at local and landscape scales

To understand the role of giant tortoises as ecosystem engineers on arid islands and to understand how the reintroduction of key species in island ecosystems, as part of the ecological restoration process, *Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907), the giant tortoise of Española Island, was used as a case study as it is known that tortoises consume a wide variety of plants and disperse seeds over long distances (Blake *et al.*, 2021). In addition, with their activities and movements in areas where tortoises are found in effective densities from an ecological point of view, they have a direct impact on the recruitment of woody plants (Hunter *et al.*, 2021).

In fact, the relationship between giant tortoises and plant communities in Galapagos has been the subject of interest for decades (Gibbs *et al.*, 2008). Even Charles Darwin, during his visit in the 19th century, observed the influence of tortoises on vegetation and hypothesized that these species played an important role in seed dispersal and the structure of plant communities (Sulloway, 2021). However, over time, the introduction of invasive species and uncontrolled hunting in past centuries led to a drastic decline in giant tortoise populations and, as a result, a collapse of their ecological function (Conrad & Gibbs, 2021).

For this reason, in the last six decades, the Galapagos National Park has implemented giant tortoise reintroduction programs on different islands of the archipelago, with the purpose of restoring their populations (Tapia, *et al.*, 2021). Española Island has probably been one of the sites where the most successful program has been carried out, since

from only 15 reproductive adults, a population of more than 3000 individuals has been established (Cayot, 2021). These reintroduction efforts contributed to the recovery of giant tortoise populations. However, whether these re-introductions reactivated processes such as seed dispersal and or affect recruitment of woody plants in areas where they had disappeared is not known (Tapia & Gibbs, 2023). This has generated positive changes in the vegetation and has restored key interactions in the ecosystems of the islands.

I hypothesized that reintroduction of tortoises would generate positive changes in the vegetation by restoring key interactions in the ecosystems of the islands. Until now no specific analysis of these effects has been performed. Therefore, experimental plots and fences were established that allowed comparing areas with and without tortoises, which facilitated the evaluation of changes in the composition and structure of the vegetation over time (8 years). The results revealed a significant reduction in the recruitment of woody and herbaceous plants in the areas accessible to tortoises.

At the landscape level, analysis of high-resolution aerial imagery of the island revealed a trend towards the dominance of woody vegetation was found in areas without tortoises, while in areas of the island where tortoises are established, a decrease in woody vegetation cover was found. This indicates that giant tortoises exert a suppressive effect on woody plants, which could alter the structure and composition of vegetation in the long term. In addition, a positive relationship between tortoise density and reduction in woody plant growth was identified, suggesting that the impact of tortoises is cumulative as their density increases.

A highlight of the study was the impact of giant tortoises on cacti, which are a keystone species for the vertebrate community on Española and the Galapagos in general. During the study, tortoises consumed virtually all downed cladodes, eliminating the possibility of vegetative reproduction for this species. Although cacti would be expected to spread asexually, no obvious recruitment was demonstrated in areas where tortoises were excluded. This suggests that other factors, such as predation of cladodes by land birds, especially Darwin's finches, mockingbirds, and Galapagos doves, may also influence cacti reproduction by disrupting their rooting.

These findings have important implications for the ecological restoration of whole islands in the Galapagos and other island ecosystems. The reintroduction of ecologically essential species, such as giant tortoises, is not only essential for the conservation of biodiversity, but also triggers ecological processes that promote the recovery of plant communities. The interaction between tortoises and plants, through seed dispersal and vegetation trampling, can influence the structure, dynamics, and functioning of island ecosystems, helping to maintain their resilience to disturbances and environmental changes.

In conclusion, this study demonstrates that the reintroduction of giant tortoises on to Española Island has a significant impact on plant communities at the local and landscape levels. Tortoises affect the recruitment of woody and herbaceous plants, resulting in changes in the structure of the vegetation, with likely impacts to many other species. However, more research is required to better understand these interactions and their generalization to other contexts.

Finally, it is clear that success of the reintroduction program on Española Island highlights the importance of conserving and restoring populations of key species in island ecosystems. These efforts have benefits both for endangered species, such as giant tortoises, and in maintaining the health and resilience of ecosystems as a whole. Continuing to monitor and support these reintroduction programs is essential to ensure the conservation of biodiversity in the Galapagos and other places with unique island ecosystems.

Resumen

Debido a su aislamiento geográfico, los archipiélagos oceánicos generalmente desarrollan una flora y fauna únicas, que evolucionan con muy poca capacidad para competir contra otras especies (Darwin, 1859). Por lo tanto, son muy sensibles al impacto humano directo o indirecto (Myers *et al.*, 2000; Whittaker, 1998). Además, la fauna de las islas tiende a tener poblaciones pequeñas y una diversidad genética reducida, ya que evolucionaron a partir de unos pocos individuos que lograron colonizar, adaptarse y evolucionar en las islas hasta dar forma a las especies actuales (Garrido-Pérez, 2020; Lomolino, 2000).

Un claro ejemplo de este fenómeno se encuentra en Galápagos, un archipiélago oceánico formado completamente por actividad volcánica, ubicado directamente en la línea ecuatorial a más de 600 millas náuticas de las costas de la República del Ecuador (DPNG, 2014). Estas islas nunca han estado conectadas a ninguna masa continental (Hedges & Grehan, 2021) y, hasta hace un poco más de 150 años, no había humanos en las islas (Grenier, 2007). Su aislamiento geográfico, combinado con sus orígenes volcánicos y su contexto tropical, ha generado muchos ecosistemas únicos (Trueman & d'Ozouville, 2010). Aunque la riqueza de especies no es tan grande como se esperaría para un archipiélago tropical, Galápagos se destaca por sus muchas especies endémicas (Gosliner, 2009).

Este patrón es más evidente en el caso de los reptiles, ya que el 97% de las especies en las Galápagos son endémicas, muchas de ellas restringidas a solo una isla, un volcán o incluso a una zona específica en una isla (DPNG, 2014). Al carecer de colonización por mamíferos grandes, las tortugas gigantes e iguanas terrestres alcanzaron tamaños corporales grandes, convirtiéndose en los principales herbívoros de cuerpo grande en las islas, causando muchos cambios físicos en sus hábitats y destinos de migración, debido a sus actividades y movimientos (Gibbs *et al.*, 2010). Además, aunque otras especies también desempeñan un papel similar, las tortugas gigantes e iguanas terrestres son fundamentales en el proceso de dispersión de semillas de plantas nativas y endémicas (Heleno *et al.*, 2011; Traveset *et al.*, 2016), aunque no son los únicos organismos responsables de esta importante tarea (Sadeghayobi *et al.*, 2011).

Las tortugas gigantes dieron su nombre al archipiélago (*las Islas Galápagos o "Islas de las Tortugas"*) y son las especies más emblemáticas, no solo porque desde el punto de vista ecológico son esenciales para los ecosistemas en los que habitan, sino por el importante papel económico que desempeñan en la actualidad como la atracción ecoturística más grande en Galápagos (Izurieta *et al.*, 2018). Lamentablemente, también han sido las especies más directa e indirectamente impactadas por la presencia del ser humano, lo que generó la extinción de tres de las 15 especies originales y una drástica reducción en la abundancia y distribución del resto, hasta el punto en que todas estas especies están catalogadas como en peligro de extinción según la Lista Roja de las Especies Amenazadas de la UICN (Cayot & Tapia, 2009; Frazier, 2021).

La historia de las tortugas gigantes de Galápagos es, en muchos sentidos, una de las más lamentables (Cayot & Tapia, 2015). A lo largo de los siglos, la población de tortugas fue sistemáticamente diezmada por marineros y balleneros, alcanzando su momento más crítico a principios del siglo XIX durante el auge de la caza de ballenas en el archipiélago. La eliminación de estas magníficas criaturas está cuidadosamente documentada en los registros de caza de ballenas y en los diarios de los marineros (Conrad & Gibbs, 2021). Un extracto del Capitán David Porter de la Fragata Estadounidense Essex, fechado en 1813, ilustra esta triste verdad: "*Subimos a bordo de 200 a 300 de estos animales...*". Las tortugas eran capturadas y mantenidas a bordo durante largos períodos, sin acceso a agua ni alimento, destinadas a ser consumidas más tarde por los marineros durante sus largos viajes oceánicos (Sulloway, 2021).

Además, en lugar de eso, se introdujeron cabras en muchas de las islas, ya que eran una fuente confiable de alimento para los marineros en futuros viajes (Conrad & Gibbs, 2021). Como resultado de la rápida eliminación de las tortugas y la introducción de las cabras, las islas más áridas se transformaron notablemente, con consecuencias que son visibles hasta el día de hoy, especialmente debido a la disminución extrema de los cactus arbóreos, que son conocidos como especies clave para esas islas, ya que son una fuente vital de alimento y refugio para las tortugas y muchas otras especies (Tapia *et al.*, 2021b; Tapia *et al.*, 2021c).

Para revertir esta situación, se constituyó el Servicio Parque Nacional Galápagos y, con el apoyo de muchas organizaciones, se inició una campaña a largo plazo con el objetivo de restaurar las especies de tortugas gigantes y los ecosistemas en las islas donde habitaban (Snell *et al.*, 1988). La erradicación de las cabras y otros mamíferos invasores fue la principal acción al principio, ya que estaban compitiendo por alimento, destruyendo hábitats y, en algunos casos, depredando sobre las tortugas gigantes (Tapia *et al.*, 2021b).

Con el objetivo de restaurar las poblaciones de tortugas en la década de 1960, el Servicio Parque Nacional Galápagos y la Estación Científica Charles Darwin centraron su investigación en el estado de las poblaciones de tortugas gigantes (Cayot, 2008). Desde la década de 1970, la investigación de campo incluyó el análisis del comportamiento para determinar los requisitos para una reproducción, anidación y crianza exitosas. Estos resultados se incorporaron posteriormente a las actividades en el centro de crianza inicial, que se inició en 1965 como una herramienta para la restauración de las especies más amenazadas (Cayot *et al.*, 2011; Fritts *et al.*, 2000). Más adelante, en la década de 1980, la atención se extendió a las iguanas terrestres, ya que las poblaciones en Bahía Cartago en la Isla Isabela y Bahía Conway en la Isla Santa Cruz estaban cerca de la extinción, debido a la depredación por los perros y gatos ferales. Mientras tanto, en la Isla Baltra, las iguanas terrestres se habían extinguido debido al establecimiento de una base militar de los Estados Unidos durante la Segunda Guerra Mundial; afortunadamente, algunos individuos reubicados en 1933 desde Baltra a la Isla Seymour Norte, aún estaban vivos (Cayot, 2008).

Simultáneamente, el Servicio Parque Nacional Galápagos se enfocó en la protección de los nidos de tortugas en su hábitat natural, así como en el control y erradicación de mamíferos introducidos donde fue posible, a través de lo cual se inició una recuperación gradual de muchas poblaciones (Carrión *et al.*, 2008).

En Galápagos, el proceso de repoblación o restauración de reptiles en ecosistemas e incluso en islas de las cuales fueron extraídos y donde estuvieron ausentes durante largos períodos de tiempo, o sus poblaciones se redujeron casi hasta la extinción funcional, ha estado en marcha durante mucho tiempo (Tapia & Gibbs, 2023). En el caso

de las tortugas comenzó en 1965 con el programa de crianza de las especies de las islas Pinzón y Española, y los esfuerzos de repoblación se han extendido al menos a otras cinco especies (Tapia, 2004). Hasta el día de hoy, la reproducción y crianza en cautiverio sigue siendo una herramienta necesaria a largo plazo, llevada a cabo en tres centros diferentes para avanzar en la restauración de muchas poblaciones (Gibbs *et al.*, 2021).

En el caso específico de las iguanas, debido al exitoso proceso de reintroducción en las tres poblaciones intervenidas, el programa de crianza en cautiverio fue cerrado en 2008. La última repatriación de las iguanas nacidas en cautiverio se completó en 1991 para Cerro Dragón (Bahía Conway), en 1993 para Cerro Cartago, y en 2008 para la isla Baltra (Cayot, 2008).

Aunque Galápagos es uno de los archipiélagos más estudiados del planeta, se han realizado muy pocos estudios sobre la biodiversidad funcional y el papel ecológico de las especies, incluidas aquellas que han sido reubicadas o introducidas como especies análogas a las que originalmente habitaban una isla (Tapia *et al.*, 2009). En consecuencia, la presente tesis doctoral tiene como objetivo llenar esos vacíos al centrarse en los principales grupos de megaherbívoros en el archipiélago: las tortugas gigantes e iguanas terrestres; mediante una evaluación de su rol funcional en los ecosistemas áridos de las Islas Galápagos. Por lo tanto, los objetivos son: (1) Comparar el rol de las tortugas gigantes como especies clave e ingenieras de los ecosistemas áridos en islas oceánicas; (2) Analizar la adaptación de las tortugas gigantes en Española (*Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907)) introducidas en Santa Fe como especies análogas para contribuir al proceso de restauración ecológica de sus ecosistemas, y (3) Comparar la estructura de las comunidades vegetales con y sin reptiles como ingenieros de los ecosistemas a nivel de sitio (con exclusiones) e isla (en islas con y sin reptiles herbívoros).

Introducción de tortugas gigantes de Española a la Isla Santa Fe para facilitar el proceso de restauración ecológica

Durante este estudio, se realizó una evaluación del papel funcional de las tortugas gigantes e iguanas terrestres, mediante la evaluación de los efectos en el ecosistema de

la introducción de tortugas gigantes juveniles de la especie *Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907), originarias de Española, como una especie análoga ecológica o reemplazo ecológico de la especie endémica de tortuga gigante de la Isla Santa Fe (*Chelonoidis* sp.), que se extinguió allí hace más de 150 años. El propósito de esta introducción fue que las tortugas reestablezcan el papel funcional que la especie original tenía antes de su extinción.

Aunque el uso de análogos ecológicos para restablecer el rol ecológico de las especies ingenieras del ecosistema es cada vez más común en todo el mundo, los desafíos y riesgos asociados siguen siendo poco comprendidos. Por lo tanto, se incluyó un sistema de monitoreo diseñado para medir los efectos de la primera fase del proceso de restauración ecológica de Santa Fe con estos reptiles, después de más de un siglo de ausencia de su principal herbívoro y de los cambios no deseados, generados por las cabras introducidas mientras estuvieron presentes en la isla.

A diferencia de la mayoría de los esfuerzos de restauración en otros lugares, que se centran únicamente en las especies liberadas, este estudio dedicó igual esfuerzo a monitorear otros componentes del ecosistema. Como resultado, se desarrolló y publicó un manual de monitoreo aplicable a largo plazo (Anexo 1), y durante un período de cinco años (2015-2020), se obtuvo hallazgos clave como los siguientes:

1. Liberación y establecimiento exitoso de la especie análoga: Un total de 551 tortugas juveniles y 31 subadultas fueron liberadas en la isla mientras duró este estudio, y la mayoría de ellas (85%) sobrevivieron, mostrando tasas vitales sólidas y patrones de crecimiento similares a los de sus congéneres en su hábitat nativo, lo que indica el éxito del proceso de introducción en Santa Fe.
2. Dispersión gradual: Se registró una dispersión modesta de los animales introducidos en la isla, lo que podría deberse a la abundancia de cactus (*Opuntia echios barringtonensis* E.Y. Dawson), que les proporciona una alta disponibilidad de alimento y reduce la necesidad de migrar mientras las densidades de tortugas aún son bajas. Aunque las tortugas no han cubierto rápidamente toda la superficie de la

isla como se esperaba, han colonizado gradualmente aproximadamente el 10% de ella desde el sitio de liberación.

3. Cambios incipientes: Aunque el estudio se encontraba en una fase preliminar del proceso activo de restauración y no se detectó efectos significativos a gran escala en el ecosistema, debido al número y tamaño de las tortugas, los cercados de exclusión revelaron evidencia de cambios incipientes. Se demostró que las tortugas, al consumir frutos y cladodios, están teniendo un impacto similar al que ocurrió en Española en los últimos 60 años, con una ligera reducción en la regeneración de plantas leñosas.
4. Ausencia de efectos negativos: La evaluación de posibles riesgos para otras especies endémicas de la isla basada en los datos obtenidos, no reveló efectos negativos a nivel del paisaje. En términos de contribución a la restauración de las relaciones y procesos ecológicos interrumpidos en la isla debido a la prolongada ausencia de las tortugas y a la presencia de cabras hasta 1979, cuando fueron erradicadas, se encontró un aumento significativo en la población de cactus de todas las edades, lo que también benefició a las iguanas terrestres, también endémicas de la isla.
5. Incremento en la densidad de iguanas terrestres: Un efecto muy interesante, fue el notable incremento en la densidad del otro megaherbívoro en Santa Fe, las iguanas terrestres (*Conolophus pallidus* Heller 1903) especie endémica de la isla, asociado con la introducción de las tortugas. Antes de la liberación de las tortugas, había 4.5 iguanas por hectárea, pero cinco años después del regreso de las tortugas, se registró 6.2 iguanas por hectárea. Esto sugiere un efecto positivo para las iguanas. Aunque podría ser una coincidencia debido a la etapa de recuperación de la isla después de la erradicación de las cabras y la introducción de las tortugas, la persistencia o no de este efecto positivo se hará más evidente con más monitoreo a través de los años.

Además de los hallazgos descritos, como parte del estudio se desarrolló un sistema de monitoreo robusto, que permitirá reducir la frecuencia de monitoreo y rastrear lo que

sucedirá con el sistema en el futuro, asociado con este esfuerzo en curso para la restauración ecológica de la isla.

Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas

En este estudio se identificó una situación cuasi experimental representada por dos islas adyacentes, muy similares desde un punto de vista geológico y ecológico, una con y otra sin iguanas terrestres (*Conolophus subcristatus* Gray 1831). En las islas más pequeñas de Galápagos, las iguanas terrestres a menudo dominan como el único herbívoro de gran tamaño presente (Fabiani *et al.*, 2011) y se sabe que dispersan semillas a grandes distancias (Traveset *et al.*, 2016). Las iguanas terrestres también se alimentan de muchas especies de plantas (Costantini *et al.*, 2005). Sin embargo, se sabe muy poco sobre los servicios ecosistémicos que estos megaherbívoros proporcionan a las comunidades de plantas (Blake *et al.*, 2012; Traveset *et al.*, 2016).

Por lo tanto, para comprender el papel funcional de las iguanas terrestres en las islas áridas y las posibles implicaciones ecológicas para su restauración, se utilizó imágenes de alta resolución para mapear y caracterizar la composición de las comunidades de plantas en cada isla. Las dos islas contrastadas son similares en tamaño, están adyacentes y son comparables en la mayoría de los aspectos, excepto por la presencia de herbívoros, lo que permite controlar los factores que potencialmente estructuraron las comunidades de plantas no relacionados con la herbivoría de las iguanas terrestres.

Se analizó más de 1000 parcelas de 5x5 metros en cada una de las islas estudiadas. Los resultados revelaron disparidades notables en la vegetación. Específicamente, se encontró una presencia significativamente menor de cobertura de plantas leñosas en las áreas habitadas por iguanas terrestres, en comparación con las áreas donde esta especie no estaba presente. Además, se descubrió que, en presencia de las iguanas, la densidad de pastos es mucho mayor y hubo una disminución considerable en la cantidad de cactus. Un hallazgo interesante fue el cambio en el patrón de dispersión de los cactus en presencia de las iguanas. Se encontró que estaban más dispersos en las áreas donde había iguanas, mientras que, en Plaza Norte, donde no hay iguanas, los cactus fueron más abundantes y estuvieron densamente agrupados.

Un mayor impacto de los lobos marinos (*Zalophus wollebaeki* Sivertsen, 1953) que utilizan las islas para tomar el sol y descansar, se observó en una de las islas, aunque se planteó la posibilidad de que las diferencias observadas en la vegetación pudieran deberse a variaciones en la topografía.

Sin embargo, fue evidente que en Plaza Norte es difícil para los lobos marinos desplazarse, debido a la presencia de plantas leñosas. Mientras que, en Plaza Sur, la combinación de la topografía y la ausencia de plantas leñosas facilitaba el acceso de los lobos marinos. Estos animales, a su vez, alteran el suelo con sus deposiciones. Es probable que las iguanas desempeñen un papel clave en el inicio de este proceso a través de sus impactos directos en la vegetación, fomentando un efecto secundario en la comunidad de plantas, generado por la incursión de lobos marinos en la isla, inducida por las iguanas.

Finalmente, si bien la hipótesis del efecto cascada de los lobos marinos constituye un supuesto, se considera de gran importancia, ya que paulatinamente está modificando el ecosistema en Plaza Sur. Las iguanas terrestres desempeñan un papel fundamental en la apertura de áreas que son aprovechadas por los lobos marinos. Por lo que a futuro se recomienda continuar con el monitoreo de estos tres sistemas, lo cual permitirá generar estrategias de manejo en base a los resultados obtenidos.

Estos resultados indican claramente que la presencia y actividad de las iguanas terrestres tienen un profundo impacto en la composición y distribución de la vegetación en Galápagos. La influencia de las iguanas en la reducción de la cobertura leñosa y la densidad de los cactus, sugiere que esta especie juega un papel importante en la estructura y dinámica del ecosistema y afecta a muchas otras especies.

Estos resultados ofrecen una comprensión más profunda de las interacciones entre la fauna y la flora en las islas estudiadas y puede tener implicaciones importantes para la conservación de su biodiversidad y el manejo de estos ecosistemas únicos. Es crucial considerar la presencia y el comportamiento de las iguanas terrestres al diseñar

estrategias de conservación y/o restauración en estas islas, para garantizar el mantenimiento de la integridad ecológica y la resiliencia de sus ecosistemas.

La reintroducción de tortugas gigantes reconstruye las comunidades de plantas a escala local y del paisaje

Para comprender el papel de las tortugas gigantes como ingenieras de los ecosistemas en islas áridas y entender cómo influye la reintroducción de especies clave en los ecosistemas insulares en proceso de restauración ecológica, se utilizó como caso de estudio *Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907, la tortuga gigante de la Isla Española, ya que se sabe que las tortugas consumen una amplia variedad de plantas y dispersan semillas a largas distancias (Blake *et al.*, 2021). Además, con sus actividades y movimientos en áreas donde las tortugas se encuentran en densidades efectivas desde el punto de vista ecológico, tienen un impacto directo en el reclutamiento de plantas leñosas (Hunter *et al.*, 2021).

De hecho, la relación entre las tortugas gigantes y las comunidades de plantas en Galápagos ha sido objeto de interés durante décadas (Gibbs *et al.*, 2008). Incluso Charles Darwin, durante su visita en el siglo XIX, observó la influencia de las tortugas en la vegetación y, planteó la hipótesis de que estas especies desempeñaban un papel importante en la dispersión de semillas y la estructura de las comunidades vegetales (Sulloway, 2021). Sin embargo, con el tiempo la introducción de especies invasoras y la cacería descontrolada en siglos pasados llevaron a una drástica disminución de las poblaciones de tortugas gigantes y, como resultado a un colapso de su función ecológica (Conrad & Gibbs, 2021).

Es por esto que en las últimas seis décadas el Parque Nacional Galápagos ha implementado programas de reintroducción de tortugas gigantes en diferentes islas del archipiélago, con el propósito de restaurar sus poblaciones (Tapia, *et al.*, 2021). Probablemente la Isla Española ha sido uno de los sitios donde se ha llevado a cabo el programa con mayor éxito, ya que a partir de tan solo 15 adultos reproductores se ha establecido una población de más de 3000 individuos (Cayot, 2021). Estos esfuerzos de reintroducción contribuyeron a la recuperación de la población de tortugas gigantes. Sin

embargo, se desconoce si estas reintroducciones reactivaron procesos como la dispersión de semillas o afectaron el reclutamiento de plantas leñosas en áreas donde habían desaparecido (Tapia & Gibbs, 2023). Esto ha generado cambios positivos en la vegetación y ha restablecido interacciones clave en los ecosistemas de las islas.

Mi hipótesis fue que la reintroducción de las tortugas generaría cambios positivos en la vegetación, al restaurar interacciones clave en los ecosistemas de las islas. Hasta el momento no se había realizado ningún análisis específico de estos efectos. Por lo tanto, se estableció parcelas experimentales y cercados que permitieron comparar áreas con y sin tortugas, lo que facilitó la evaluación de los cambios en la composición y estructura de la vegetación a lo largo del tiempo (8 años). Los resultados revelaron una reducción significativa en el reclutamiento de plantas leñosas y herbáceas en las zonas accesibles a las tortugas.

A nivel de paisaje, el análisis de imágenes aéreas de alta resolución de la isla reveló una tendencia hacia el predominio de la vegetación leñosa en áreas sin tortugas, mientras que en áreas de la isla donde están establecidas las tortugas, se encontró una disminución en la cubierta vegetal leñosa. Esto indica que las tortugas gigantes ejercen un efecto supresor sobre las plantas leñosas, lo que podría alterar la estructura y composición de la vegetación a largo plazo. Además, se identificó una relación positiva entre la densidad de tortugas y la reducción del crecimiento de las plantas leñosas, lo que sugiere que el impacto de las tortugas es acumulativo a medida que aumenta su densidad.

Lo más destacado del estudio fue el impacto de las tortugas gigantes sobre los cactus, que son una especie clave para la comunidad de vertebrados en Española y Galápagos en general. Durante el estudio, las tortugas consumieron prácticamente todos los cladodios caídos, eliminando la posibilidad de reproducción vegetativa de esta especie. Aunque se esperaba que los cactus se propagaran asexualmente, no se demostró ningún reclutamiento obvio en áreas donde se excluyó las tortugas. Esto sugiere que otros factores, como la depredación de cladodios por aves terrestres, especialmente los pinzones de Darwin, los cucuves y las palomas de Galápagos, también pueden influir en la reproducción de los cactus al impedir su enraizamiento.

Estos hallazgos tienen implicaciones importantes para la restauración ecológica de islas enteras en Galápagos y otros ecosistemas insulares. La reintroducción de especies ecológicamente esenciales, como las tortugas gigantes, no sólo es esencial para la conservación de la biodiversidad, sino que también desencadena procesos ecológicos que promueven la recuperación de las comunidades vegetales. La interacción entre las tortugas y las plantas, a través de la dispersión de semillas y el pisoteo de la vegetación, puede influir en la estructura, la dinámica y el funcionamiento de los ecosistemas insulares, ayudando a mantener su resiliencia ante las perturbaciones y los cambios ambientales.

En conclusión, este estudio demuestra que la reintroducción de tortugas gigantes en la Isla Española tiene un impacto significativo en las comunidades de plantas, tanto a nivel local (sitio) como del paisaje (isla). Las tortugas afectan el reclutamiento de plantas leñosas y herbáceas, lo que resulta en cambios en la estructura de la vegetación, con probables impactos en muchas otras especies. Sin embargo, se requiere más investigación para comprender mejor estas interacciones y su generalización a otros contextos.

Finalmente, es claro que el éxito del programa de reintroducción en la Isla Española resalta la importancia de conservar y restaurar poblaciones de especies clave en los ecosistemas insulares. Estos esfuerzos tienen beneficios tanto para las especies en peligro de extinción, como el caso de las tortugas gigantes, como para mantener la salud y la resiliencia de los ecosistemas en su conjunto. Continuar monitoreando y apoyando estos programas de reintroducción es esencial para asegurar la conservación de la biodiversidad en Galápagos y otros lugares con ecosistemas insulares únicos.



Prefacio



Prefacio

a. Formato de la Tesis

La presente tesis fue desarrollada bajo el formato de “tesis por compendio de publicaciones” regulado en el Artículo 21 en el “Reglamento de Doctorado de la Universidad de Málaga”. El cual establece que:

“Podrán presentarse para su evaluación como tesis doctoral un conjunto de trabajos publicados por el doctorando, directamente relacionados sobre el tema de la tesis doctoral.

Las tesis presentadas como compendio de publicaciones deberán constar de una introducción en la que se presenten los trabajos y se justifique la unidad temática de los mismos para conformar una tesis, un resumen global de los resultados, la discusión de estos resultados –si procede-, las conclusiones y una copia de los trabajos que forman parte integrante de la tesis. La introducción debe ser lo suficientemente extensa y debe incluir el estudio del estado de la cuestión, preliminares y aquellos detalles que no se han podido incluir en las publicaciones que avalan la tesis por limitaciones de espacio.

Para la presentación de tesis por compendio de publicaciones será necesario que esté compuesta por un mínimo de tres publicaciones (artículos, capítulos de libro o libros). Dichas publicaciones son las que se tendrán en cuenta para avalar la tesis.

La suma de las puntuaciones de las publicaciones que forman parte de una tesis presentada como compendio de publicaciones ha de ser igual o superior a 1 punto, según los criterios utilizados por la ANECA, o los elaborados por las diferentes comisiones académicas de doctorado, siempre en cumplimiento con los criterios de la ANECA.”

b. Aval y estructura de la tesis

La presente memoria de tesis está constituida por una compilación de tres artículos publicados por el doctorando como primer autor, los mismos que se presentan a continuación como capítulos. Todos los artículos aquí agrupados están indexados según los criterios del Journal Citation Reports (JCR, Science Edition, Clarivate) de su año de publicación y corresponden al primer cuartil (Q1) en sus respectivas categorías. La primera, [Tapia et al., en Restoration Ecology \(2021\)](#), se centra en la introducción de tortugas gigantes como ingenieras de los ecosistemas en la Isla Santa Fe, Galápagos. La segunda, [Tapia y Gibbs en PeerJ \(2022\)](#), analiza el rol de las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas. Mientras que la última, [Tapia y Gibbs en Conservation Letters \(2023\)](#), examina cómo la reintroducción de tortugas gigantes influye en las comunidades vegetales. Cabe indicar que todos los estudios que dieron como resultado estas publicaciones se desarrollaron en islas áridas. En consecuencia, siguiendo los criterios del programa de doctorado de la Universidad de Málaga y específicamente del programa de Biodiversidad y Medio Ambiente, cada artículo recibe 1 punto, lo que implica que la puntuación total de estas publicaciones que avalan la tesis asciende a un total de 3 puntos.

c. Financiación de la tesis

La presente tesis fue desarrollada como parte de la Iniciativa Galápagos, un Programa implementado con el financiamiento de Galápagos Conservancy y ejecutado en conjunto con la Dirección del Parque Nacional Galápagos.



d. Difusión y comunicación de los resultados de la tesis

Los resultados de la presente tesis se han difundido mediante tres publicaciones en revistas indexadas (JCR), libros, capítulos de libro y artículos, tanto indexados, como de comunicación popular.

Artículos de la Tesis:

Tapia, W., Goldspiel, H. B., & Gibbs, J. P. (2021). Introduction of giant tortoises as a replacement “ecosystem engineer” to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos. *Restoration Ecology*, e13476. <https://doi.org/10.1111/rec.13476>

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2022). Galapagos land iguanas as ecosystem engineers. *PeerJ*, 10, e12711. <http://doi.org/10.7717/peerj.12711>

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2023). Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. *Conservation Letters*, 00, e12968. <https://doi.org/10.1111/conl.12968>

e. Otras publicaciones relacionadas con la tesis

Adicionalmente a estos artículos, hasta la fecha de depósito de esta memoria, se han obtenido diferentes resultados complementarios relacionados con el proyecto de tesis, pero no incluidos en el compendio de publicaciones por diferentes motivos:

Libros

Rueda, D., Castaño, P. A., Campbell, K. J., Colosimo, G., Gerber, G. P., León, P., **Tapia, W.**, & Gentile, G. (Eds.). (2023). *Galápagos pink land iguana (Conolophus marthae): Conservation and management plan 2022–2027*. Gland, Switzerland: IUCN.

Tapia, W., Goldspiel, H., Sevilla, C., & Gibbs, J. P. (2021). Protocol for ecological monitoring on Santa Fe Island, Galápagos. Puerto Ayora, Galápagos-Ecuador: Galápagos Conservancy and Galapagos National Park Directorate. pp. 1-28.

Tapia, W., Goldspiel, H, Sevilla, C., y J. P., Gibbs, J. (2021). Protocolo de Monitoreo Ecológico en la Isla Santa Fe, Galápagos. Galápagos Conservancy y Dirección del Parque Nacional Galápagos, Puerto Ayora, Galápagos-Ecuador. pp. 1-28.

Gibbs, J. P., Cayot, L. J., & **Tapia, W.** (Eds.). (2021). *Galapagos giant tortoises*. New York: Elsevier/Academic Press. pp. 1-538.

Arteaga, A., Bustamante, L., Viera, J., **Tapia, W.**, & Guayasamin, J. M. (2019). *Reptiles of the Galápagos: Life on the enchanted islands*. Quito: Tropical Herping. pp. 1-208.

Jaramillo, P., **Tapia, W.**, & Gibbs, J. (2017). Action plan for the ecological restoration of Baltra and Plaza Sur Islands. Galápagos-Ecuador: Fundación Charles Darwin.

Capítulos de Libro

Tapia, W., Goldspiel, H., Sevilla, C., Málaga, J., & Gibbs, J. P. (2021). Santa Fe Island: Return of tortoises via a replacement species. En J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & **W. Tapia** (Eds.), *Galapagos giant tortoises* (pp. 483–499). Academic Press.

Gibbs, J. P., Cayot, L. J., & **Tapia, W.** (2021). Beyond rescue to full recovery. En J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & **W. Tapia** (Eds.), *Galapagos giant tortoises* (pp. 503–509). Academic Press.

Tapia, W., Sevilla, C., Málaga, J., & Gibbs, J. P. (2021). Tortoise populations after 60 years of conservation. En J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & **W. Tapia** (Eds.), *Galapagos giant tortoises* (pp. 401-432). Academic Press.

Márquez, C., Vargas, H., Snell, H., Mauchamp, A., Gibbs, J. P., & **Tapia, W.** (2019). Why are there so few *Opuntia* on Española Island, Galápagos? En C. Márquez (Ed.), *The natural history of the Galápagos giant tortoises* (pp. 243-254). Grupo Impresor.

Flanagan, J. P., & **Tapia, W.** (2018). Medical aspects of giant tortoise relocation in the Galapagos Islands. En R. E. Miller, & M. E. Fowler (Eds.), *Fowler's zoo and wild animal medicine* (pp. 432-439). Elsevier Inc.

Jaramillo, P., & **Tapia, W.** (2018). *Opuntia megasperma* var. *orientalis* Howell. En FCD & WWF, *Atlas de Galápagos: Especies claves: endémicas e introducidas* (pp. 58-59).
<https://www.darwinfoundation.org/en/publications/galapagos-atlas>.

Tapia, W., Jaramillo, P., & Gibbs, J. (2018). *Conolophus pallidus* Heller, 1903. En FCD & WWF, *Atlas de Galápagos: Especies claves: endémicas e introducidas* (pp. 108-109).
<https://www.darwinfoundation.org/en/publications/galapagos-atlas>.

Tapia, W., Jaramillo, P., Gibbs, J., & Gentile, G. (2018). *Conolophus marthae* Gentile y Snell, 2009. En FCD & WWF, *Atlas de Galápagos: Especies claves: endémicas e introducidas* (pp. 106-107).
<https://www.darwinfoundation.org/en/publications/galapagos-atlas>.

Tapia W., Gibbs, J. P., Rueda, D., Carrión, J., Villalva, F., Málaga, J., Quezada, G., Lara, D., Caccone, A., & Cayot, L. J. (2017). Giant Tortoise Restoration Initiative: Beyond rescue to full recovery. En *Galapagos Report 2015-2016*. GNPD, GCREG, CDF and GC.

Gentile, G., Marquez, C., Snell, H. L., **Tapia, W.**, & Izurieta, A. (2016). Conservation of a new flagship species: The Galápagos pink land iguana (*Conolophus marthae* Gentile and Snell, 2009). En F. M. Angelici (Ed.), *Problematic wildlife* (pp. 315–336). Springer.

Blake, S., Yackulic, C. B., Wikelski, M., **Tapia, W.**, Gibbs, J. P., Deem, S., Villamar, F., & Cabrera, F. (2015). Migration by Galapagos giant tortoises requires landscape-scale conservation efforts. En *Galapagos Report 2013-2014*. GNPD, GCREG, CDF and GC.

Artículos

Quinzin, M. C., Bishop, A. P., Miller, J. M., Poulakakis, N., **Tapia, W.**, Torres-Rojo, F., & Caccone, A. (2023). Galápagos giant tortoise trafficking case demonstrates the utility and applications of long-term comprehensive genetic monitoring. *Animal Conservation*, 12(1), 22187. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-26631-y>

Gray, R., Fusco, N., Miller, J. M., **Tapia, W.**, Mariani, C., Caccone, A., & Jensen, E. L. (2022). Temporal monitoring of the Floreana Island Galapagos giant tortoise captive breeding program. *Integrative and Comparative Biology*, 62(6), 1864-1871. <https://doi.org/10.1093/icb/icac129>

Jensen, E. L., Gaughran, S. J., Fusco, N. A., Poulakakis, N., **Tapia, W.**, Sevilla, C., ... & Caccone, A. (2022). The Galapagos giant tortoise *Chelonoidis phantasticus* is not extinct. *Communications Biology*, 5(1), 546. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03483-w>

Jensen, E. L., Quinzin, M. C., Miller, J. M., Russello, M. A., Garrick, R. C., Edwards, D. L., Glaberman, S., Chiari, Y., Poulakakis, N., **Tapia, W.**, Gibbs, J. P., & Caccone, A. (2022). A new lineage of Galapagos giant tortoises identified from museum samples. *Heredity*, 128(4), 261–270. <https://doi.org/10.1038/s41437-022-00510-8>.

Hunter, E. A., Gibbs, J. P., Cayot, L. J., **Tapia, W.**, Quinzin, M. C., Miller, J. M., ... & Rhodes, J. (2019). Seeking compromise across competing goals in conservation translocations: The case of the 'extinct' Floreana Island Galapagos giant tortoise. *Journal of Applied Ecology*, 57, 136-148. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13516>

Quinzin, M. C., Sandoval-Castillo, J., Miller, J. M., Beheregaray, L. B., Russello, M. A., Hunter, E. A., Gibbs, J. P., **Tapia, W.**, Villalva, F., & Caccone, A. (2019). Genetically informed captive breeding of hybrids of an extinct species of Galapagos tortoise. *Conservation Biology*, 33, 1404-1414. <https://doi.org/10.1111/cobi.13319>

Dvorak, M., Fessler, B., Nemeth, E., Anchundia, D., Cotín, J., Schulze, C. H., **Tapia, W.**, & Wendelin, B. (2019). Survival and extinction of breeding landbirds on San Cristóbal, a highly degraded island in the Galápagos. *Bird Conservation International*, 30(3), 381–395. <https://doi.org/10.1017/S0959270919000285>

Miller JM, Quinzin MC, Edwards DL, Eaton DAR, Jensen EL, Russello MA, Gibbs JP, **Tapia W**, Rueda D, Caccone A. (2018). Genome-wide assessment of diversity and divergence among extant Galapagos giant tortoise species. *Journal of Heredity*, 109, 611–619. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy031>

Jensen E.L., D. Edwards, R. Garrick, J. Miller, J. Gibbs, L. Cayot, **W. Tapia**, A. Caccone, M. Russello (2018). Population genomics through time provides insights into the consequences of decline and rapid demographic recovery through head-starting in a Galapagos giant tortoise. *Evolutionary Applications*, 11(10). <https://doi.org/10.1111/eva.12682>

Miller JM, Quinzin MC, Scheibe EH, Ciofi C, Villalva F, **Tapia W**, Caccone A. (2018). Genetic pedigree analysis of the pilot breeding program for the rediscovered Galapagos giant tortoise from Floreana Island. *Journal of Heredity* 109, 620–630. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy010>

Izurieta, A., Delgado, B., Moity, N., Calvopina, M., Banda-cruz, G., Cruz, E., Aguas, M., Astudillo, E., F Db, Soria, B., **Tapia, W.**, Terán, B., et al. (2018). A Collaboratively Derived Environmental Research Agenda for Galapagos. *Pacific Conservation Biology*, 24, 207. <https://doi.org/10.1071/PC17053> CO.

Jensen, E. L., Miller, J. M., Edwards, D. L., Garrick, R. C., **Tapia, W.**, Caccone, A., & Russello, M. A. (2018). Temporal mitogenomics of the Galapagos Giant Tortoise from Pinzon reveals potential biases in population genetic inference. *Journal of Heredity*, 109, 631–640. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy016>

Miller J., M. Quinzin, N. Poulakakis, J. Gibbs, L. Beheregaray, R. Garrick, M. Russello, C. Ciofi, D. Edwards, E. Hunter, **W. Tapia**, D. Rueda, J. Carrión, A. Valdivieso, A. Caccone (2017). Identification of genetically important individuals of the rediscovered Floreana Galapagos giant tortoise (*Chelonoidis elephantopus*) provide founders for Species Restoration Program. *Scientific reports*, 7(1), 11471. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11516-2>

Drago, M., Franco-Trecu, V., Cardona, L., Inchausti, P., **Tapia, W.**, Páez-Rosas, D. (2016). Stable isotopes reveal long-term fidelity to foraging grounds in the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*). *PLoS One*, 11, e0147857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147857>.

Jensen E.L., **W. Tapia**, A. Caccone & M. Russello (2015). Genetics of a head-start program to guide conservation of an endangered Galápagos tortoise (*Chelonoidis epphipium*). *Conservation Genetics*, 16, 825-832. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0703-7>

Tapia Aguilera W, J. Málaga & J.P. Gibbs (2015). Conservation: Giant tortoises hatch on Galapagos islands. *Nature*, 517(7534), 271. <https://doi.org/10.1038/517271a>

Garrick R.C, B Kajdacsi, MA Russello, E. Benavides, C. Hyseni, J.P. Gibbs, **W. Tapia** & A Caccone (2015). Naturally rare versus newly rare: demographic inferences on two timescales inform conservation of Galápagos giant tortoises. *Ecology and Evolution*, 5(3), 676-694.

<https://doi.org/10.1002/ece3.1388>

Poulakakis N, Edwards D.L, Chiari Y, Garrick R.C, Russello M.A, Benavides E, Watkins-Colwell G.J, Glaberman S, **Tapia W**, Gibbs J.P. (2015). Description of a new Galapagos giant tortoise species (*Chelonoidis; Testudines: Testudinidae*) from Cerro Fatal on Santa Cruz Island. *PLoS One*, 10(10), e0138779. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138779>

Edwards D.L, R.C Garrick, **W. Tapia** & A. Caccone (2014). Cryptic structure and niche divergence within threatened Galápagos giant tortoises from southern Isabela Island. *Conservation Genetics*, 15, 1357–1369.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138779>

Gibbs J.P., E.A. Hunter, K.T. Shoemaker, **W. Tapia** & L.J. Cayot (2014). Demographic outcomes and ecosystem implications of giant tortoise reintroduction to Española island, Galapagos. *PLoS ONE*, 9(10), e110742.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110742>

Hunter EA, JP Gibbs, LJ Cayot & **W. Tapia** (2013). Equivalency of Galápagos Giant Tortoises used as ecological replacement species to restore ecosystem functions. *Conservation Biology*, 27 (4), pp 701-709.

<https://doi.org/10.1111/cobi.12038>



Agradecimientos

A la vida por permitir que luego de muchos años de espera, pudiera tomar el programa de doctorado que quería, en la modalidad que podía hacerlo, con un tema de tesis, Director y Tutora de la misma que quería.

Durante los años que he dedicado a esta tesis son muchas las personas que, han contribuido para que la complete. Por ello, y para evitar involuntariamente olvidar algún nombre, quiero empezar expresando mi más sincero y profundo agradecimiento a todas las personas que de cualquier manera contribuyeron a que este sueño se volviera realidad. Sin embargo, existen algunas personas que merecen una mención aparte y es por ello que quiero dar un gracias infinitas a:

A Linda Cayot (†), por iniciarme en el mundo de las tortugas y posteriormente darme la oportunidad de compatibilizar mi trabajo con mis estudios doctorales. Pero, sobre todo, por ser amiga y parte de la familia, aunque ya no estás entre nosotros, esta tesis va por ti.

A James Gibbs, por dirigir esta tesis y ayudarme a sacarla adelante, pero más allá de eso por convertirse durante los últimos 20 años en más que un colega, mentor y amigo, en un verdadero “padre académico”. Si no fuese por su desinteresado y constante apoyo, no hubiese logrado alcanzar este hito en mi carrera académica.

Sin duda, un reconocimiento especial merece M^a del Mar Trigo, amiga entrañable y tutora académica durante esta tesis. Pues entre otras cosas, es gracias a quien pude tomar el programa de Doctorado, y ha sido como ese ángel bueno que constantemente te habla al oído y te recuerda que tienes una tesis que completar.

Gracias también a Ana Carmen Durán, Directora del Programa de Doctorado en Biodiversidad y Medio Ambiente, por acogerme, apoyarme y hasta tomarse la

molestia de, junto a M^a del Mar, viajar a Galápagos para supervisar el avance de la tesis.

Durante el desarrollo del trabajo de campo, me reuní y tuve el privilegio de trabajar con muchas personas maravillosas, comprometidas con la conservación y que, de una u otra forma, ayudaron con mi proyecto de PhD. Por lo tanto, estoy extremadamente agradecido con “mi colega tortuguero” Doctor Jeffreys Málaga, con los guardaparques: Christian Sevilla, Rafael Chango, Wilson Cabrera, Jean Pierre Cadena, Danny García, Stalin Jiménez, Wilman Valle, Wilson Villamar, Ángel Ramón, Roberto Jiménez, Carlos Gaona, Fredy Azuero, Marlon Ramón, Milton Calva, Olmedo Gil, Xavier Castillo, Simón Villamar, Joan Solorzano, Jibson Valle, Marcelo Gavilanes, Esteban Benavides, Diego Pomboza, Klever Gil, Bolívar Guerrero, Diego Pomboza, Diego Falcones, Cristian Constante, Wilson Villafuerte, Johanes Ramírez y Moisés Villafuerte, con el staff y voluntarios de Galápagos Conservancy y Conservando Galápagos: Jonathan Cueva, Estefany Paredes, Walter Chimborazo, Willians Castro, Harrison Goldspiel, Rosmary Ronca, Kaylen Holman, Isabela Tapia, Guillermo Garrido, Diego Andino, Carmen Pérez, Sean Burnett, Virginia Jiménez, Carlos Cano, José García, Gregory Carney, Jorge Carrión, Mariam Cabello, Andrés Valdivieso, Adrián Martín, Ana Pérez, Noelia Pérez, Ellen Smith y Antonio Román; y los porteadores quienes con su esfuerzo físico para proveernos agua y alimento en los sitios remotos, nos permiten cumplir con nuestro trabajo: Novarino Castillo, Ángel Alvear, Wilman Jiménez, Jandry Castillo, José Gonzaga, Carlos Salinas, Klever Abad, Juan Jiménez y Wilmer Jiménez.

También quiero y debo agradecer a Galápagos Conservancy y Conservando Galápagos por haberme permitido compatibilizar mi trabajo dirigiendo la organización en Galápagos, con el desarrollo de mi tesis. Así como, por permitirme usar los datos para publicarlos como parte de los artículos que conforman esta tesis doctoral.

Gracias eternas a mi familia (Patty, Andresito e Isabelita), quienes me han apoyado durante mi carrera, primero como guardaparque y luego como

científico, especialmente por haber aprendido a sobrellevar las largas ausencias durante las expediciones, que son como un elixir que me mantienen activo. Definitivamente, es necesario decir que tengo gratitud eterna para mi esposa, por ser parte de mis logros y estar ahí para mí durante los tiempos difíciles, con su continuo apoyo y amor, pude sobrevivir a la tesis, al trabajo, a la vida y alcanzar una de las grandes metas de mi vida. Por supuesto, no puedo olvidar también a “mis niños” Agy, Nala y Mashi que igualmente sufren durante mis ausencias, sin entender por qué no estoy.

He tratado de agradecer a tantas y cuantas personas como es posible en un espacio limitado y si olvidé a alguien no fue intencional, así que gracias totales a todos, toditos, todos.

Finalmente y no menos importante, mi gratitud a la Dirección del Parque Nacional Galápagos, por haber emitido, año tras año, el respectivo permiso de investigación.



Capítulo 1

Introducción



1.Introducción

1.1. Crisis de la Biodiversidad

Desde finales del siglo XX, producto de la destrucción generalizada de los ecosistemas que las albergan, la pérdida y fragmentación de hábitats, sumado a los efectos de borde, son la principal causa de pérdida de la biodiversidad en todo el mundo (Brook, *et al.*, 2003; Gutierrez *et al.*, 2019). Produciendo una verdadera crisis, debido a la probable extinción de hasta el 50% de las especies en los próximos 50 años (Koh *et al.*, 2004; Sala *et al.*, 2000).

Por esta razón, la biología de la conservación recientemente experimentó un cambio de un campo cuyo enfoque principal era evaluar el riesgo de extinción y detener la pérdida de diversidad, con énfasis en las especies amenazadas (Costanza *et al.*, 1997), a una visión más centrada en el proceso, cuyo enfoque es la conservación de ecosistemas funcionales (Coux, *et al.*, 2016; Dirzo *et al.*, 2014), pues los impactos de las actividades humanas insostenibles, la pérdida y fragmentación de hábitat, las especies exóticas y el cambio climático están ocasionando una rápida y potencialmente irreversible pérdida tanto de la integridad ecológica como de la resiliencia de los ecosistemas (Keenleyside *et al.*, 2014; Ladle & Malhado, 2019; Rodríguez *et al.*, 2014).

A medida que pasa el tiempo y se evidencia más signos de que la humanidad está saliendo de la estabilidad climática del Holoceno y entrando en lo que muchos autores denominan Antropoceno, la crisis de la biodiversidad se agrava (Cowie *et al.*, 2022; O'Hara, 2022). Actualmente, las tasas de extinción de especies están aumentando de manera alarmante, siendo aproximadamente de entre cien y mil veces superiores a las tasas de extinción natural por procesos evolutivos (Bello *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2015; Rounsevell *et al.*, 2020). Estas alarmantes tasas están impulsadas principalmente por las extinciones en los ecosistemas terrestres, ya que las extinciones marinas muestran ser significativamente menores (McCauley *et al.*, 2015). Aunque las extinciones

globales causadas por actividades humanas pueden ser poco frecuentes en los océanos (IUCN, 2023), existen registros significativos de extinciones locales, ecológicas.

La reciente pérdida de animales que algunos autores denominan defaunación del Antropoceno, es el resultado de los impactos humanos en el planeta y sin duda uno de los impulsores principales del cambio global (Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo *et al.*, 2014). Este fenómeno es particularmente evidente en las islas oceánicas donde las tasas de extinción (Figura 1) son mucho mayores que en áreas continentales (Pérez-Mellado, 2016).

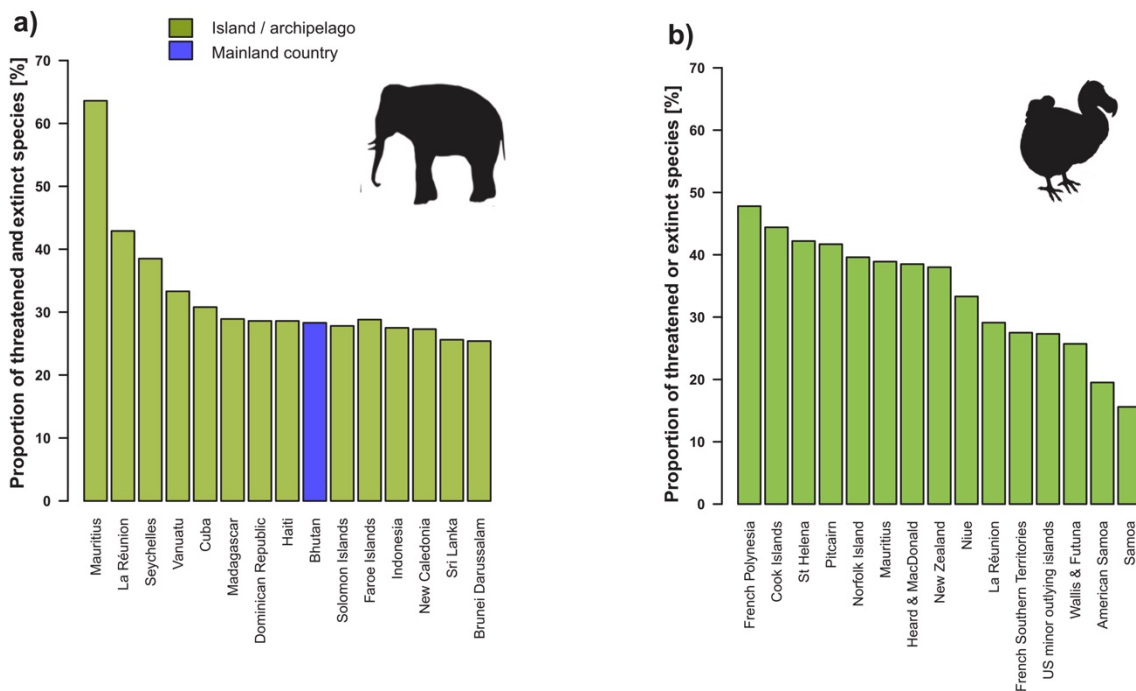


Figura 1. Los territorios insulares (excepto Bután) con el mayor porcentaje de especies de mamíferos (a) y aves (b) amenazadas y extintas en el planeta. Solo se incluye aquellos con más de 10 especies. Tomado de Fernández-Palacios *et al.* (2021).

Los problemas generados por la pérdida de la biodiversidad son más visibles en islas oceánicas (Balzan, *et al.*, 2016), en donde se desarrollan muchos endemismos extraordinarios, ejemplos de radiación adaptativa (Figura 2) y cambios adaptativos inusuales, lo cual incrementa su vulnerabilidad (Merlin & Juvik, 1992; Mueller-Dombois, 1973). Por otra parte, debido a que generalmente presentan condiciones ambientales y biofísicas únicas, los archipiélagos

tropicales son considerados hotspots de biodiversidad por su rica biota y, especialmente, por su elevada tasa de endemismo (Fernández, 2004; Gosliner, 2009; Myers *et al.*, 2000).

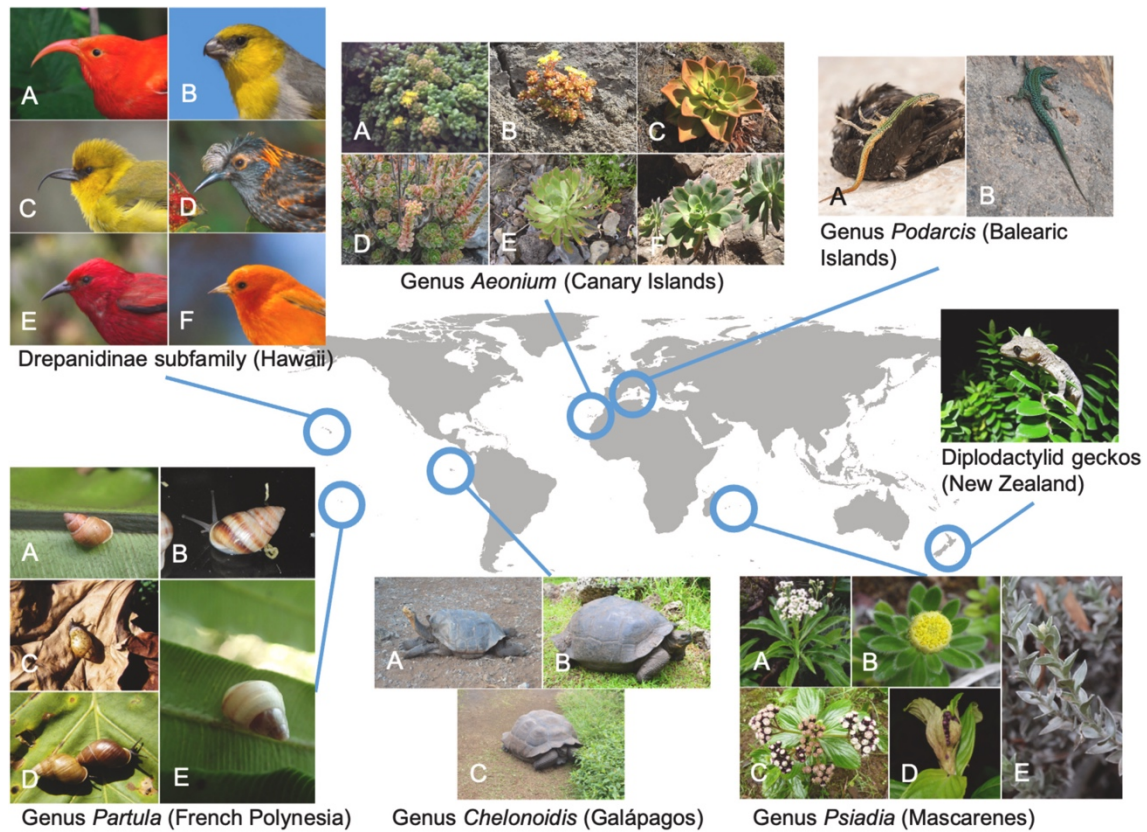


Figura 2. Ejemplos de radiación adaptativa en diversas islas del mundo, incluyendo las tortugas gigantes de Galápagos. Tomado de "Scientists' warning – The outstanding biodiversity of islands is in peril" Por Fernandez-Palacios et al., 2021, *Global Ecology and Conservation*, 31, e01847. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847> [oaicite:1] [oaicite:0]

1.2. Importancia de las islas en la biodiversidad global

La pérdida de hábitat tiene un efecto negativo muy fuerte sobre la biodiversidad isleña, mientras que la fragmentación sin pérdida apreciable de hábitat, tiene impactos menores (Whittaker, 1998; Whittaker *et al.*, 2008). Sin embargo, existen muchos ejemplos de especies invasoras que conducen a extinciones y transformaciones de hábitat generalizadas (Gillespie *et al.*, 2014; Ladle & Malhado, 2019), debido a que generalmente la biota de islas tiene limitada

distribución, capacidad limitada de dispersión y muy alta sensibilidad a perturbaciones de origen antrópico (Lomolino, 2000; Triantis & Bhagwat, 2011).

Las islas representan solo el 5 % de la superficie terrestre del planeta, pero albergan una fracción desproporcionadamente grande de la biodiversidad del planeta, en particular especies en peligro de extinción (Briggs, 2017). De hecho la biodiversidad de las islas especialmente de aquellas oceánicas, es más propensa a la extinción con respecto a la de los ecosistemas continentales, más del 95% de todas las extinciones en la historia han ocurrido en islas oceánicas (Leclerc *et al.*, 2021; Veron *et al.*, 2019). En los últimos 500 años, el 75 % de las extinciones de mamíferos, aves, anfibios y reptiles se han producido en islas (Figura 1) y casi el 40 % de los vertebrados amenazados a nivel mundial son especies insulares (Briggs, 2017; Heinen *et al.*, 2018; Rodríguez *et al.*, 2014; Triantis & Bhagwat, 2011).

1.3. Importancia de los herbívoros como ingenieros de los ecosistemas en islas

En los ecosistemas ocurre de forma natural la coevolución entre su flora autóctona y los herbívoros nativos, existiendo una especie de relación simbiótica, pues los herbívoros obtienen su alimento, pero a la vez la flora aprovecha su servicio de dispersión de semillas (Hunter & Gibbs, 2014; Weltzin *et al.*, 1997).

Es conocido que en los ecosistemas de todo el planeta las comunidades vegetales han cambiado su composición (Archer, 1995). Por ejemplo, en ecosistemas áridos los pastos están siendo reemplazados por plantas leñosas, creando matorrales en lugares donde en el pasado existieron pastizales, proceso que se conoce como invasión de plantas leñosas (Hunter & Gibbs, 2014; Van Auken, 2000). Según varios autores (Browning & Archer, 2011; Holmgren, 2002) la invasión de plantas leñosas se debe a la pérdida de herbívoros nativos y la introducción en simultáneo de herbívoros no nativos, generalmente mamíferos (Gibbs *et al.*, 2008).

La contribución a la invasión de plantas leñosas sea por la pérdida de los herbívoros nativos o por la introducción de herbívoros exóticos, normalmente nunca es clara, debido a que estos dos procesos generalmente suelen ocurrir en simultáneo (Hunter *et al.*, 2013; Pringle *et al.*, 2023). Sin embargo, existe evidencia de que la pérdida de herbívoros nativos, produce cambios incluso en el ciclo de nutrientes que dependen de sus actividades y herbivoría (Archer, 1995). Por otra parte los herbívoros introducidos también pueden afectar a la integridad ecológica de los ecosistemas, debido a que generalmente sus poblaciones tienen números excesivos (van de Koppel *et al.*, 1997) y no hay depredadores nativos u otros tipos de control natural como la presencia de enfermedades que regulen su población (Doherty *et al.*, 2023; Holmgren, 2002). Todo esto produce efectos severos como la pérdida de servicios ecosistémicos, como por ejemplo el control de la erosión y cambios en la disponibilidad de agua, aspectos que son aprovechados por las plantas leñosas para expandirse (Hunter & Gibbs, 2014; Reyes-Benayas *et al.*, 2009).

La presencia de vertebrados introducidos, ya sean herbívoros o depredadores, ha tenido efectos adversos sobre la flora y fauna nativa de las islas en general y se ha demostrado que tienen serias implicaciones en las interacciones mutualistas entre organismos nativos (Donlan *et al.*, 2006; Medel *et al.*, 2009). Las especies exógenas invasoras son uno de los impulsores más importantes de la degradación ambiental y la extinción de especies en todo el mundo y, en general, se consideran la causa principal de la pérdida de biodiversidad en los ecosistemas insulares (Bellard *et al.*, 2016; Reaser *et al.*, 2007; Sax & Gaines, 2008).

1.4. Galápagos

1.4.1. Generalidades

El Archipiélago de Galápagos, está ubicado en el Océano Pacífico a casi 1000 kilómetros de las costas del Ecuador continental (Figura 3), en la confluencia de

varias corrientes marinas frías y cálidas (Heads & Grehan, 2021). Su origen es completamente volcánico, sin haber estado jamás conectado con ninguna masa continental (Gradstein & Weber, 1982; Tye & Francisco-Ortega, 2011). Sin embargo, al estar asentado sobre la Placa Tectónica de Nazca, lentamente se mueve hacia el oeste, y subduce bajo la placa de América del Sur. Esta interacción da lugar a una serie de puntos calientes o "hotspots", donde emerge el magma, creando nuevas islas a medida que las placas tectónicas se desplazan (Naumann & Geist, 2000).

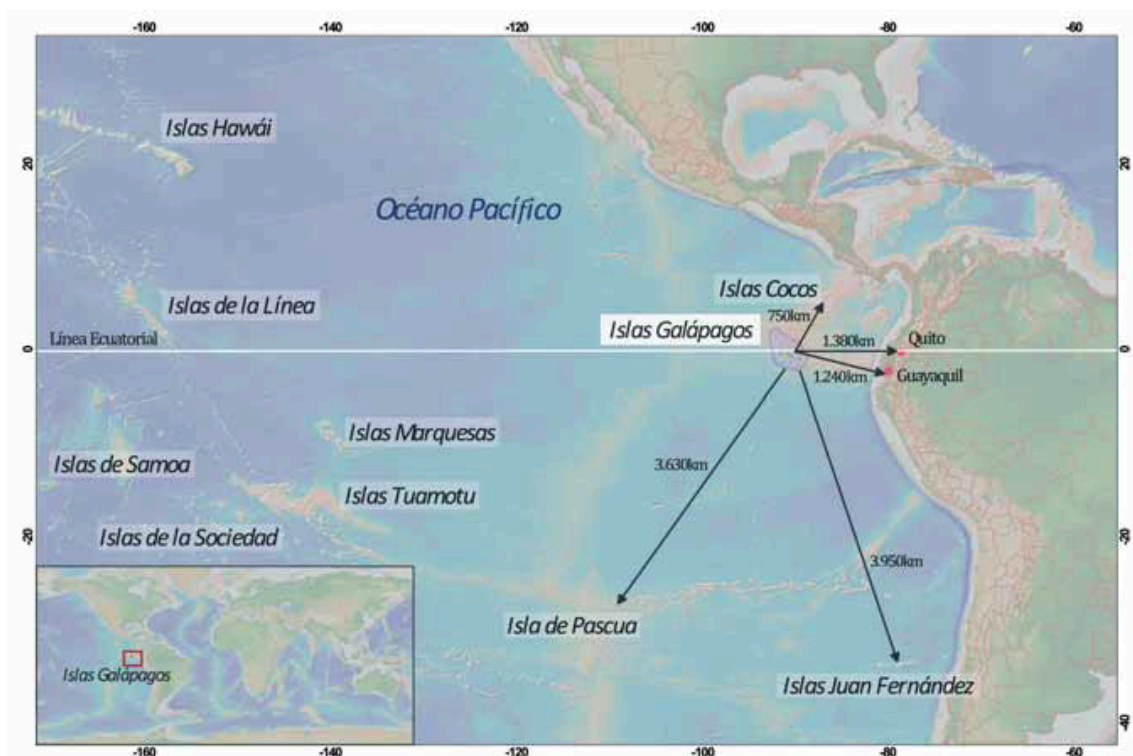


Figura 3. Ubicación del archipiélago de Galápagos en el contexto continental e insular del Pacífico oriental, mostrando las distancias entre islas y al continente americano. Tomado de DPNG (2014).

Con el tiempo, esta actividad volcánica dio lugar a la formación de numerosas islas, algunas de las cuales emergieron sobre el nivel del mar, mientras que otras permanecieron sumergidas (Collins & Bush, 2010). Cada isla tiene su propia historia geológica y evolutiva, lo que ha llevado a la aparición de diferentes microclimas y paisajes únicos (Geist *et al.*, 2002). Desde el punto de vista biológico existen 127 islas, es decir aquellas unidades de tierra que sin importar

su superficie, al menos mantienen una comunidad vegetal en su superficie emergida (Snell *et al.*, 1996).

El aislamiento geográfico de Galápagos (Figura 3) ha jugado un papel crucial en la evolución de sus especies, pues a lo largo de millones de años, las corrientes marinas y los vientos llevaron semillas y organismos desde tierras distantes. Estas especies, una vez en las islas, se enfrentaron a condiciones ambientales particulares, como la escasez de agua, los suelos volcánicos y la falta de depredadores naturales, lo que las llevó a evolucionar y desarrollar características y adaptaciones únicas (Geist *et al.*, 2002; Hamann, 2011; Heads & Grehan, 2021).

El Archipiélago en términos geológicos es joven, pues las edades de sus islas oscilan entre los 60.000 años de Fernandina hasta los casi cinco millones de años de Santa Fe (Geist *et al.*, 1985), según dataciones radiométricas que han proporcionado información sobre la edad y la actividad de los volcanes (Geist *et al.*, 1985; Heads & Grehan, 2021). Se ha documentado que las islas más jóvenes, como son el caso de Fernandina e Isabela, están en una etapa más activa de formación, mientras que las islas más antiguas, como Santa Fe y Española, muestran signos de erosión y extinción volcánica (Naumann & Geist, 2000).

Esta distribución de edades de las islas proporciona una evidencia geológica clara de la dinámica del punto caliente y el movimiento de las placas tectónicas en la región (Heads & Grehan, 2021; Simkin, 1984). Cada isla principal, generalmente posee un volcán que no supera los 800 msnm (Geist *et al.*, 1985). Isabela, la isla de mayor superficie, constituye una excepción, ya que tiene seis volcanes, los cuales se supone que se originaron como islas separadas que coalescieron en el transcurso del tiempo geológico, formando lo que constituye la isla actual, que ocupa más del 51% del total de la superficie terrestre del archipiélago (Black, 1984; Snell *et al.*, 1996).

1.4.2. Clima

El clima en el archipiélago de Galápagos es un fenómeno complejo y único debido a su ubicación geográfica y características geológicas (Grant & Grant, 1987). Situado en el Océano Pacífico, a unos 1.000 kilómetros de la costa de Ecuador, este grupo de islas se encuentran atravesadas por la línea ecuatorial y en la convergencia de diferentes corrientes oceánicas y vientos, lo que da lugar a un clima variado y cambiante a lo largo del año (Grehan, 2001).

El clima de Galápagos es atípico para un archipiélago oceánico tropical. La cambiante presencia de la corriente de Humboldt, que llega desde el sur del hemisferio, enfría y seca Galápagos durante gran parte del año, estación que localmente es conocida como de “Garúa”. Cuando la influencia de esta corriente se debilita y aguas tibias del norte, más típicamente tropicales, rodean el archipiélago, comienza la temporada lluviosa y cálida (Snell & Rea, 1999; Trueman & d’Ozouville, 2010). La estación cálida abarca desde diciembre hasta mayo, mientras que la estación de garúa se extiende de junio a noviembre (Figura 4) (Toulkeridis *et al.*, 2020).

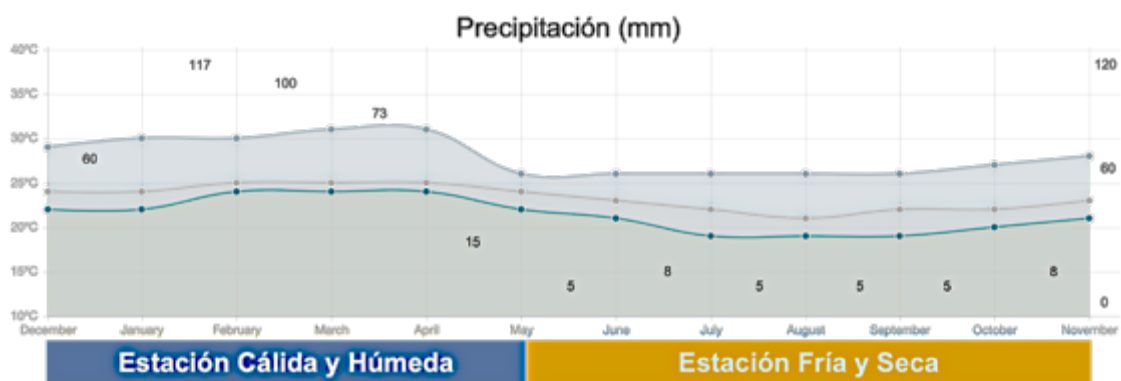


Figura 4. Clima en el archipiélago de Galápagos, mostrando la temperatura y precipitación por mensual, durante las dos estaciones climáticas del año. Adaptado de “Galapagos Islands Weather,” por Galapagos Travel Center, s.f., URL del sitio web. (<https://www.galapagosislands.com/info/weather.html>). Accedido el 13 de diciembre de 2023.

Estas estaciones están determinadas por la circulación de masas de aire y la temperatura superficial del mar, lo cual produce tres amplias zonas climáticas: la

zona alta húmeda, la de transición y la baja seca (Figura 5). Durante la estación cálida, las temperaturas son más altas, oscilando entre los 24 y 30°C; además, las lluvias son más frecuentes durante este período debido a la presencia de la corriente cálida de El Niño (Trueman & d’Ozouville, 2010). Por otro lado, durante la estación de garúa, las temperaturas son más frescas, fluctuando entre los 20°C y los 25°C, las lluvias son menos fuertes y frecuentes y la vegetación herbácea se vuelve escasa (Escobar-Camacho *et al.*, 2021; Paltán *et al.*, 2021).

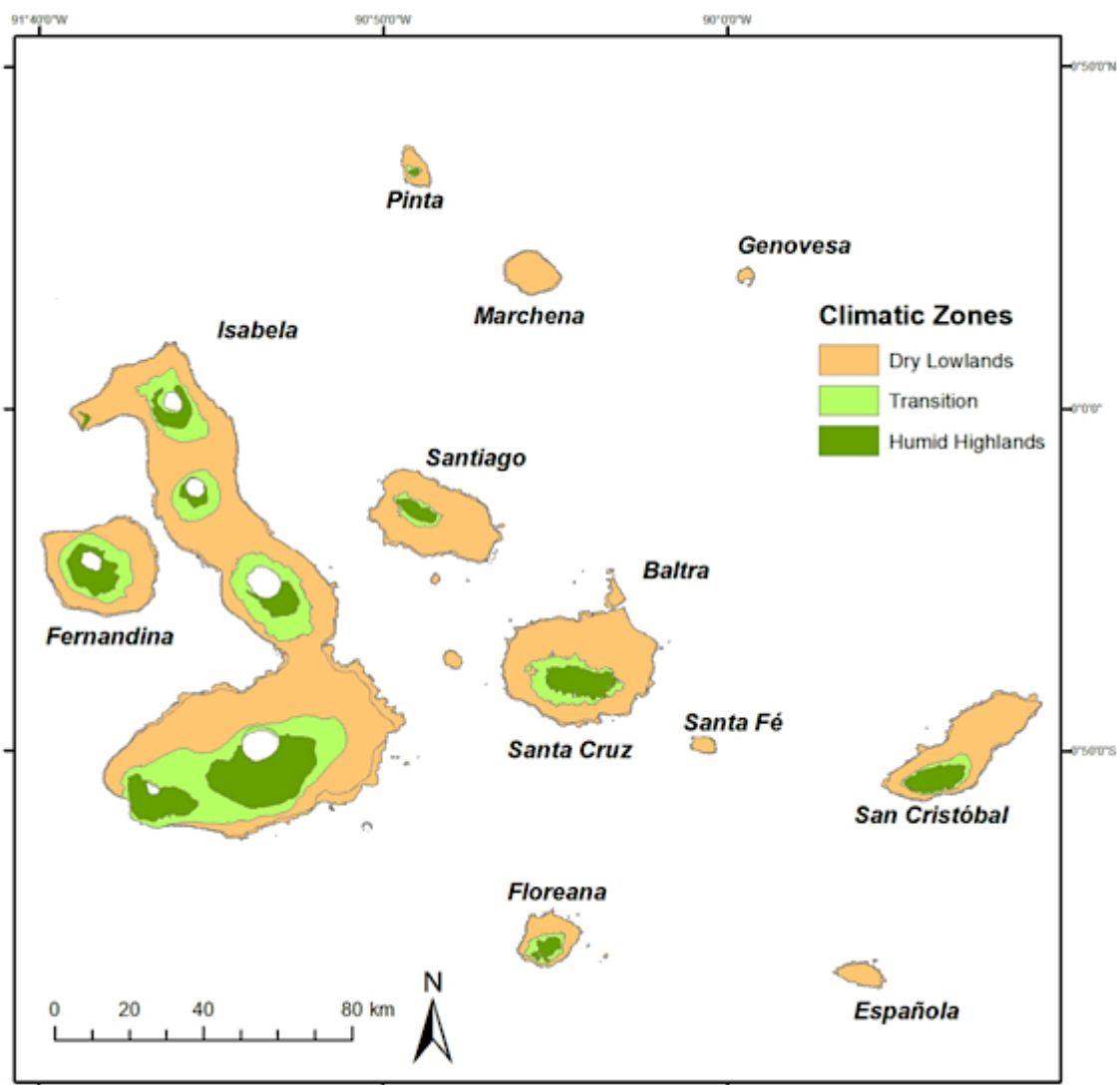


Figura 5. El archipiélago de Galápagos con sus diferentes microclimas o zonas climáticas: en verde oscuro la zona alta y húmeda, en verde claro la zona de transición intermedia y, en amarillo la zona baja y seca. Tomado de “Clima,” por Fundación Charles Darwin, s.f., Datazone de la Fundación Charles Darwin. Accedido el 13 de diciembre de 2023. (<https://www.darwinfoundation.org/es/datazone/clima>).

Es importante destacar que las diferencias de temperatura y precipitación entre las distintas islas son notables debido a su extensión geográfica, altitud y a la presencia de diversas corrientes marinas (Figura 6), esto ha dado lugar a una diversidad de especies y ecosistemas únicos en cada una de ellas (Charney, 2021; Charney *et al.*, 2021).

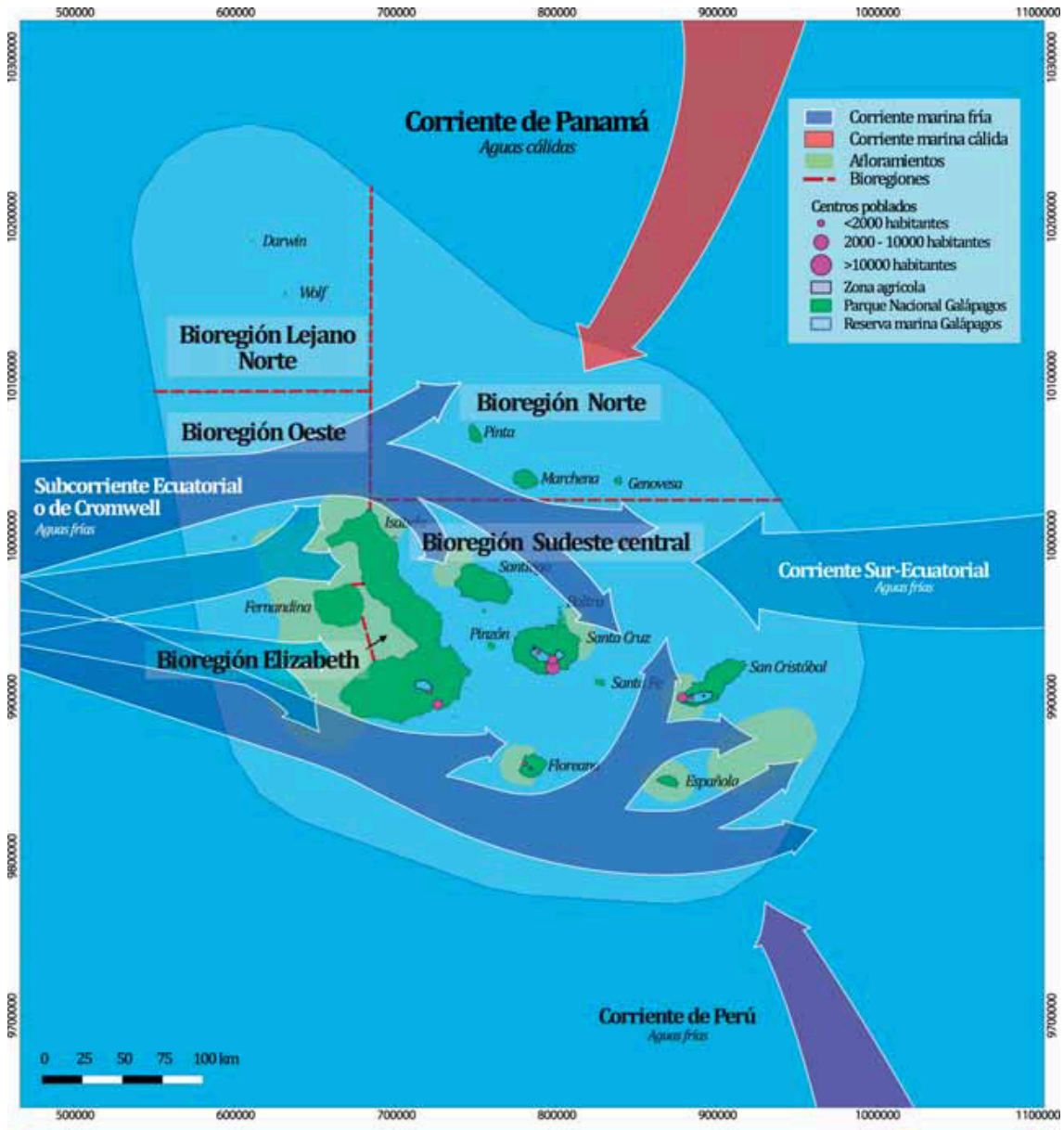


Figura 6. Las corrientes marinas que confluyen en el archipiélago de Galápagos y que determinan sus condiciones climáticas especiales dando lugar a una diversidad de especies y ecosistemas únicos en cada isla. Tomado de DPNG (2014).

1.4.3. Influencia del Clima en la Biodiversidad

En Galápagos, el clima ha sido objeto de estudio durante décadas, ya que su ubicación única y su aislamiento geográfico hacen que este archipiélago sea un laboratorio natural perfecto para comprender cómo el clima afecta la biodiversidad (Trueman & D'Ozouville, 2010). La interacción de factores como las corrientes marinas tanto frías (corriente de Humboldt) como cálidas (Corriente de Panamá, Corriente de Cromwell), la posición ecuatorial y la ocurrencia de eventos climáticos anómalos con el de El Niño, han contribuido a la evolución de una variedad sorprendente de especies endémicas (Phillips, 2010; Tye & Francisco-Ortega, 2011).

La corriente de Humboldt es una corriente marina fría que fluye hacia el norte a lo largo de la costa oeste de América del Sur, llegando hasta Galápagos, donde juega un papel fundamental en su clima, debido a que trae hacia la superficie aguas frías y ricas en nutrientes (Thompson *et al.*, 2017). Este fenómeno es conocido como upwelling y tiene un efecto significativo en el clima de las diferentes islas (Forryan *et al.*, 2021). Influye además en la formación de una capa de agua fría en la región, lo que modera las temperaturas y contribuye a crear un clima relativamente estable durante la estación seca y fría (Gradstein & Weber, 1982).

Además, debido a que el Archipiélago está atravesado por la Línea Ecuatorial y la suma de su origen volcánico y el cruce de corrientes marinas, experimenta una estacionalidad con temperaturas moderadas durante todo el año (Collins & Bush, 2010). Esta poco común combinación de factores geográficos y ambientales es la que permitió y aún permite que una gran variedad de especies se adapten y prosperen en las diferentes islas, sin importar la época del año. Varios estudios destacan cómo esta estacionalidad suave ha sido fundamental para la aparición de diversas adaptaciones en las aves de las Galápagos, incluyendo los famosos pinzones de Darwin.

Los cambios graduales de temperatura y disponibilidad de recursos a lo largo del año han dado lugar a una compleja red de especies que ocupan diferentes nichos ecológicos (Arbogast *et al.*, 2006; Peck & Kukulová-Peck, 1990). El Fenómeno de El Niño, un evento climático periódico caracterizado por un calentamiento anómalo de las aguas del Pacífico ecuatorial, también afecta significativamente al clima de las Islas Galápagos (Escobar-Camacho *et al.*, 2021). Durante un evento de El Niño, las temperaturas pueden aumentar, y las lluvias ser más intensas y prolongadas, lo que altera los patrones climáticos normales de las islas (Holmgren & Scheffer, 2001). Se ha evidenciado que durante los eventos de El Niño, la disponibilidad de alimento para ciertas especies puede cambiar, lo que afecta a la reproducción y a la supervivencia de la fauna local, incluyendo las icónicas tortugas gigantes (Hamann, 1983; Márquez *et al.*, 2008).

1.4.4. Geomorfología

La geomorfología de las islas de Galápagos es única y variada, debido a su origen volcánico (Parent, 2008). Cada una de las islas principales, con la excepción antes mencionada de Isabela, es un volcán individual que ha emergido del fondo del mar debido a la actividad magmática asociada con la tectónica de placas y la presencia de puntos calientes (Gosliner, 2009; Heads & Grehan, 2021).

El archipiélago se encuentra sobre la Placa Tectónica de Nazca, que se desplaza hacia el este sobre la Placa Tectónica de Cocos (Schuster & Grigarick, 1966). A medida que la Placa de Nazca se mueve, un punto caliente en el manto terrestre ha generado una cadena de volcanes submarinos que emergen y forman nuevas islas a lo largo del tiempo, generando islas en diferentes etapas de formación y erosión (Geist *et al.*, 2002). Las islas más jóvenes son volcanes activos con paisajes escarpados y conos volcánicos destacados (Naumann & Geist, 2000). Estas islas muestran actividad eruptiva reciente y su terreno está relativamente poco erosionado (Geist *et al.*, 2002). Por otro lado, las islas más antiguas, han experimentado una mayor erosión, la actividad volcánica está ausente, sus

paisajes están más suavizados y muestran evidencia de erupciones y procesos erosivos a lo largo de miles de años (Simkin, 1984).

En las Galápagos hay numerosas calderas y cráteres que son el resultado de erupciones volcánicas antiguas, convirtiéndose en el testimonio claro de la intensa actividad magmática que ha ocurrido en el pasado (Amelung *et al.*, 2000). Algunas calderas son accesibles para visitantes y han sido convertidas en atractivos turísticos, ofreciendo impresionantes vistas de la geología volcánica de las islas, como es el caso del Volcán Sierra Negra en la isla Isabela (Gregg *et al.*, 2022).

Sin embargo, la geomorfología de Galápagos no se limita sólo a paisajes volcánicos, también incluye una amplia variedad de formaciones costeras, como playas de arena blanca y negra, acantilados escarpados y formaciones rocosas únicas, todo lo cual es el resultado de la erosión y la acción de las olas a lo largo del tiempo (Stoops, 2014).

Los diferentes paisajes y microhábitats creados por los procesos volcánicos, han permitido la evolución y adaptación de especies únicas, contribuyendo a la formación de endemismos y a la diversidad biológica que caracteriza a Galápagos (Bisconti *et al.*, 2001). Por lo tanto el archipiélago sigue siendo un laboratorio natural invaluable para estudiar la interacción entre la geología y la vida, y su conservación es esencial para proteger su patrimonio único y valioso.

1.4.5. Biodiversidad

La diversidad de ecosistemas presentes en este archipiélago ha dado lugar a la presencia de una flora y fauna que si bien no es rica en número de especies, si se la compara con otros archipiélagos oceánicos, presenta un muy interesante número de endemismos, incluso a nivel de género (Tye & Francisco-Ortega, 2011). Además, debido a que casi la totalidad de su territorio, 97% de la superficie terrestre y la totalidad del área marina, son territorio protegido (Figura 7) bajo el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador (DPNG, 2014),

cerca del 95 de sus ecosistemas y biodiversidad original aún se conservan en buen estado, lo que significa que sólo se encuentran en estas islas y en ninguna otra parte del mundo (Tye & Francisco-Ortega, 2011; Vargas *et al.*, 2014).

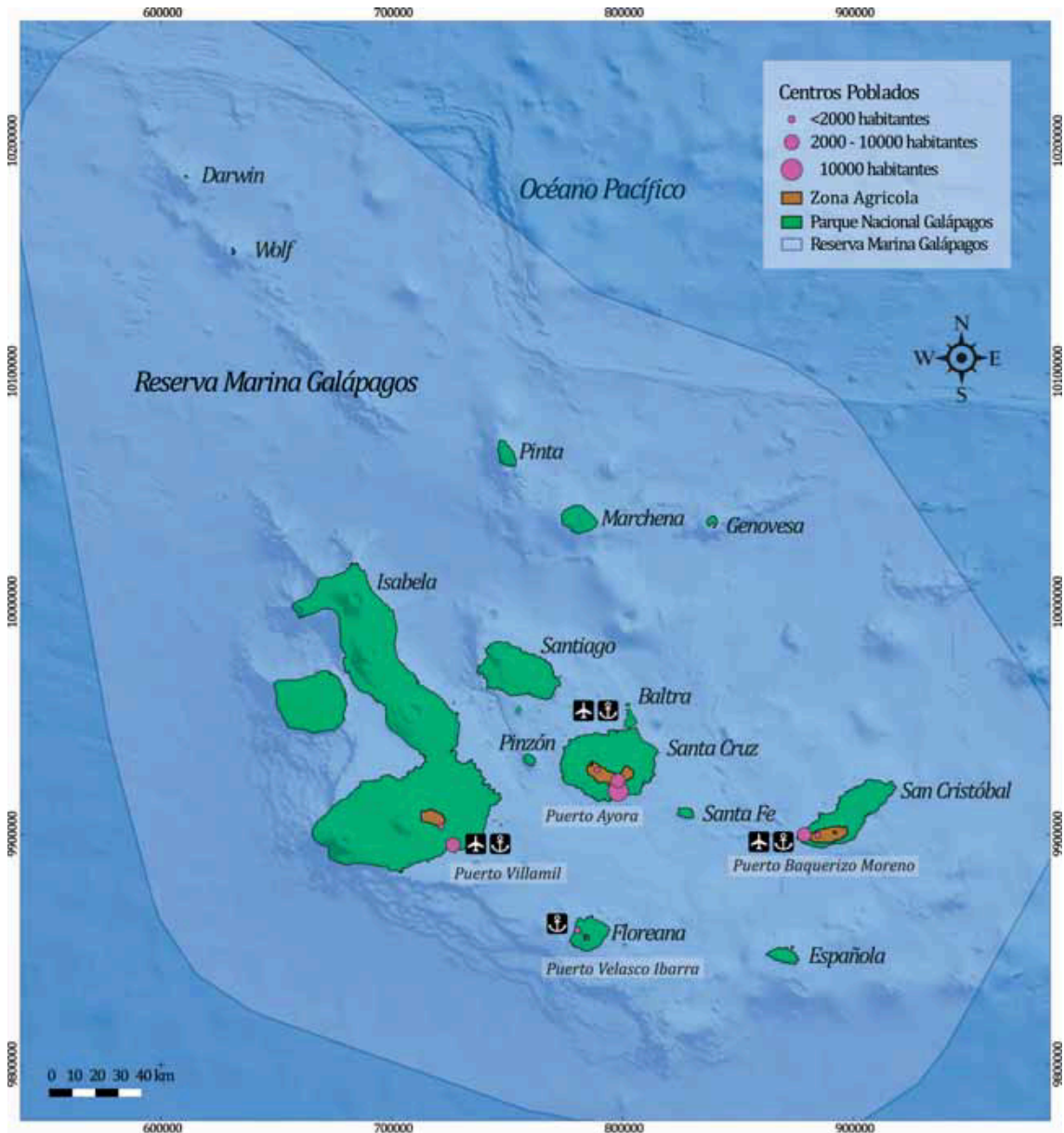


Figura 7. Mapa del archipiélago de Galápagos mostrando tanto las áreas protegidas (Parque Nacional Galápagos y Reserva Marina de Galápagos) como los centros poblados. Tomado de DPNG (2014).

Esta singularidad biológica ha llevado al archipiélago de Galápagos a ser conocido como un laboratorio natural de la evolución y un lugar emblemático para la investigación científica y la conservación (Fernández-Mazuecos *et al.*, 2020).

1.4.6. Flora terrestre

La flora de Galápagos es tan fascinante como diversa, con más de 1200 especies de plantas identificadas (Jaramillo *et al.*, 2021). La adaptación a diferentes condiciones climáticas, altitudes y suelos ha llevado a la evolución de una variedad de comunidades vegetales únicas en cada isla (Vargas *et al.*, 2014).

Uno de los ejemplos más emblemáticos de la flora de Galápagos es el género endémico *Scalesia*, pues este género de árboles y arbustos se encuentra distribuido desde la costa hasta las tierras altas de las islas y tiene más de 15 especies diferentes adaptadas a diferentes altitudes y zonas de vegetación o pisos climáticos (Itow, 1995).

1.4.7. Zonas de Vegetación

Galápagos, debido a su ubicación geográfica y características climáticas únicas, alberga una diversidad de zonas de vegetación que varían según la altitud, la exposición al viento y la disponibilidad de agua (Wiggins & Porter, 1971). Cada zona alberga comunidades vegetales diferentes en la que muchas especies son endémicas, lo que significa que sólo se encuentran en Galápagos e incluso en una sola isla (Porter, 1976). Las zonas de vegetación en Galápagos se dividen en cuatro tipos principales (Figura 8) cada una con sus propias particularidades (Tye, 2006):

- La zona litoral o costera
- La zona árida o seca
- La zona de transición, y
- La zona húmeda

La conservación de estas zonas de vegetación es de suma importancia para garantizar la supervivencia de las especies endémicas. Sin embargo, la introducción de especies invasoras, la expansión urbana y el turismo, que año tras año se incrementa, representan amenazas significativas para estos ecosistemas (Tapia *et al.*, 2009; Watkins, 2007).

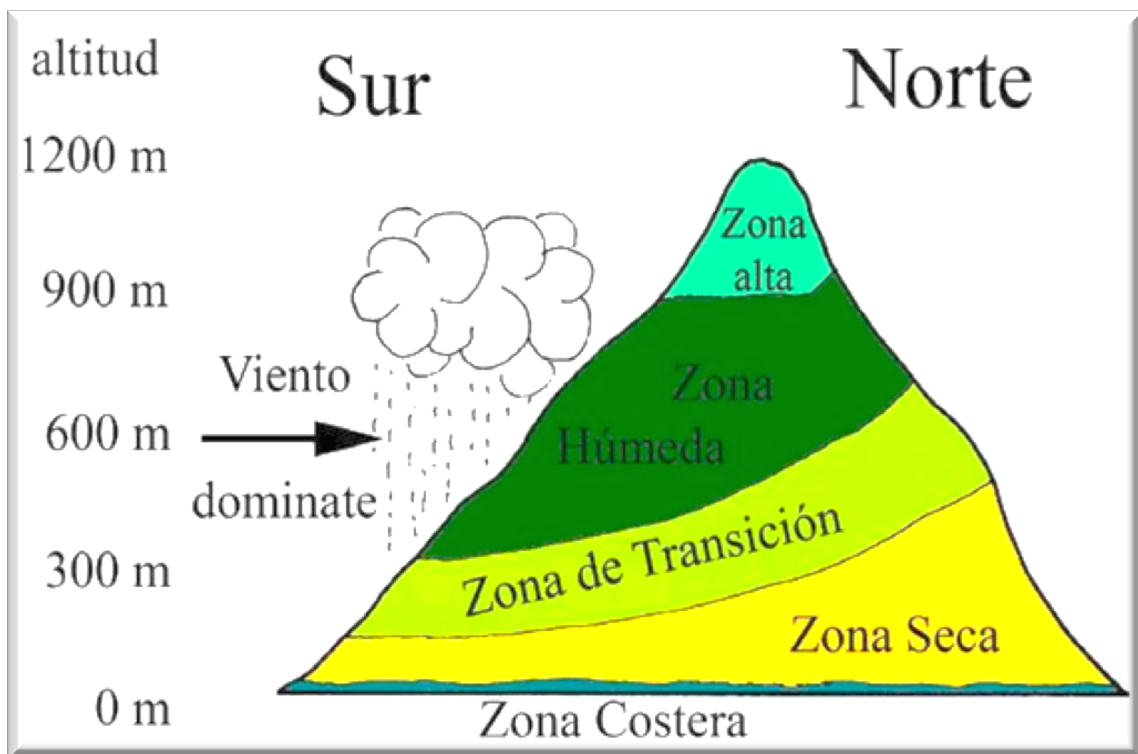


Figura 8. "Secuencia esquemática de las zonas de vegetación en las islas Galápagos". Tomada de *Guía rápida de líquenes de las Islas Galápagos* por F. Bungartz, A. Yáñez, F. Nugra, & F. Ziemmeck, 2013, p. 2, Fundación Charles Darwin.

La Zona Litoral o Costera supone el primer contacto entre la tierra y el mar, y sufre la influencia directa de las mareas y las olas (Wiggins & Porter, 1971). Debido a la exposición constante a la salinidad y los vientos marinos, las plantas que lograron establecerse aquí deben ser extremadamente resistentes (Porter, 1976).

Las plantas más representativas son los manglares y otras especies que crecen únicamente en zonas bajas, como *Scalesia villosa* Stewart, *Lecocarpus lecocarpoides* (Rob. & Greenm.) Cronquist & Stuessy, *Brachycereus nesioticus*

(Schum.) Backeb que se encuentran principalmente en la zona litoral, donde su adaptación a las condiciones costeras es evidente en su morfología y capacidad para resistir la salinidad (Tye, 2006; Wiggins & Porter, 1971).

La Zona Árida o Seca es característica de las partes bajas y secas de las islas, donde el clima es árido y con poca precipitación anual (Trueman & d'Ozouville, 2010). Las plantas que prosperan en esta área deben estar bien adaptadas a la escasez de agua y las altas temperaturas. Un ejemplo destacado en esta zona es *Opuntia echios*, también conocido como tuna. Este cactus es un componente vital del ecosistema, ya que proporciona alimento y agua para algunas especies endémicas como las tortugas gigantes, iguanas terrestres y varias aves, permitiéndoles sobrevivir durante períodos de sequía prolongados (Hamann, 2001; Itow, 1997).

La Zona de Transición se encuentra entre las zonas árida y húmeda, y sus condiciones ambientales son más variables, en ella se encuentran plantas que pueden tolerar diferentes niveles de precipitación y humedad (Trueman & d'Ozouville, 2010). Un ejemplo notable en esta zona es *Psidium galapageium* Hook. f., conocido localmente como guayabillo, este árbol juega un papel crucial en el ecosistema, ya que es un alimento importante para algunas especies de aves de Galápagos (Urquía *et al.*, 2020; Watson *et al.*, 2010).

La Zona Húmeda está presente en las partes altas de las islas mayores, donde la precipitación es más alta y, por lo tanto, es más propicia para el crecimiento de vegetación exuberante y bosques, como es el caso del bosque de *Scalesia pedunculata* Hook. f. (Wiggins & Porter, 1971). Estos bosques albergan una amplia variedad de especies, incluidas aves endémicas y otros organismos que han encontrado en esta zona un refugio único y especializado (Geladi *et al.*, 2021; Hamann, 2001; Trueman & D'Ozouville, 2010).

1.4.8. Fauna terrestre

La fauna de Galápagos, al igual que su flora, es igualmente sorprendente y es mundialmente conocida por sus especies únicas y su comportamiento inusual (Watson *et al.*, 2010). Las adaptaciones evolutivas de la fauna a diferentes hábitats y nichos ecológicos han dado lugar a una gran cantidad de especies endémicas (Grehan, 2001; Mena *et al.*, 2020).

Aunque se tiende a creer que el archipiélago de Galápagos tiene una biodiversidad muy rica, lo cierto es que existe poca diversidad, pero un alto porcentaje de endemidad (Phillips, 2010). De hecho, en el caso de la fauna terrestre, el 97% de los reptiles, el 79% de los mamíferos, el 56% de los insectos y el 49% de las especies de aves son endémicas. Además, los anfibios están ausentes, y hay una extremadamente baja representación de los mamíferos con solo dos especies de murciélagos y 12 especies de ratas, de las cuales ocho están extintas; mientras que las aves, reptiles, peces e invertebrados están mejor representados (Carrión *et al.*, 2008; Castañeda-Rico *et al.*, 2019; Loope *et al.*, 1988; Peck & Kukalová-Peck, 1990). La hipótesis más confiable para explicar este patrón, sugiere que con seguridad esto se deba a que las especies de fauna a su arribo a las diferentes islas, debieron enfrentar situaciones problemáticas diversas, que van desde la larga travesía de cerca de 1000 km por mar, soportando el agua salada, el fuerte oleaje y, dependiendo de la época del año, la alta radiación solar; pero, además, luego de llegar, tuvieron que encontrarse con un terreno hostil para su vida, una alimentación diferente a la de sus sitios de origen y la falta de parejas para la perpetuación de la especie a través de la reproducción (Cayot & Tapia, 2009; Gosliner, 2009; Loope *et al.*, 1988).

De las cerca de 3000 especies que confirman la biodiversidad terrestre nativa y endémica de Galápagos, los invertebrados representan la mayor parte, a pesar de que, al igual que ocurre con las plantas y los vertebrados, algunos órdenes de insectos están completamente ausentes del archipiélago (Gosliner, 2009; Gradstein & Weber, 1982). Aunque en otros lugares del mundo se sabe con total certeza de que los invertebrados participan en procesos ecológicos importantes

como la polinización, descomposición y hasta en la dispersión de patógenos, en Galápagos, el conocimiento sobre esos procesos es aún muy limitado (Peck & Kukalová-Peck, 1990).

Aunque especies como las tortugas gigantes, iguanas terrestres y varias especies de aves como los pinzones de Darwin, son las más famosas de Galápagos, el mejor ejemplo de radiación adaptativa son los caracoles terrestres, de los que se conoce al menos 83 especies diferentes, de las que 80 son endémicas (Parent *et al.*, 2008). Por su parte, la avifauna galapagueña, al igual que el resto de la fauna, se caracteriza también por la baja diversidad y un alto nivel de endemidad (Tye *et al.*, 2005). Sin embargo, llama la atención, la inusual abundancia en las poblaciones de aves marinas, lo cual ocurre como resultado de que el archipiélago cuenta con un mar rico y abundante en recursos (Jiménez-Uzcátegui & Wiedenfeld, 2002; Phillips, 2010).

1.4.9. Herbívoros Nativos

Los herbívoros nativos desempeñan un papel crucial en los ecosistemas, tanto en áreas continentales como en islas oceánicas (Hansen *et al.*, 2008). Su presencia y actividad trófica regulan las comunidades vegetales y afectan a otras especies en la cadena trófica (Bitetti, 2008).

Los herbívoros nativos son animales que se alimentan principalmente de plantas autóctonas y que han coevolucionado con su entorno durante largos periodos de tiempo (Fornoni, 2011). Su coexistencia con el resto de la biodiversidad ha dado lugar a relaciones complejas tanto con la flora como con otros animales, su rol es esencial y tiene implicaciones importantes en la dinámica, estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Atwood *et al.*, 2020; Perello, 2021).

La presencia de herbívoros nativos está estrechamente vinculada a la diversidad de especies vegetales, pues al consumir selectivamente ciertas plantas, los herbívoros regulan la densidad y distribución de las poblaciones vegetales,

evitando que algunas especies se vuelvan dominantes y desplacen a otras (Atwood *et al.*, 2020; Rhoades, 1985; Wilby *et al.*, 2001).

El papel de los herbívoros nativos en el ciclo de nutrientes es esencial para la salud y el funcionamiento de los ecosistemas, ya que como resultado del consumo de plantas, estos animales redistribuyen nutrientes en el suelo, a través de sus excrementos, semillas, y restos de vegetación no consumidos (Chen *et al.*, 2013; Wilby *et al.*, 2001).

La conservación de los herbívoros nativos es crucial para mantener la integridad ecológica de los ecosistemas, pues la pérdida o disminución de sus poblaciones puede desencadenar cambios no deseados y estimular el crecimiento de especies invasoras (Holmgren, 2002; Ripple *et al.*, 2015).

1.4.10. Tortugas Gigantes

Las tortugas gigantes de Galápagos (*Chelonoidis spp.*) son, sin lugar a dudas, las especies más emblemáticas de este archipiélago, pertenecen a la familia Testudinidae y se encuentran exclusivamente en Galápagos (Soler *et al.*, 2001). Además, son los vertebrados terrestres más grandes y por su papel funcional y gran tamaño, se constituyen en especies ecológicamente esenciales para los ecosistemas de las islas y los volcanes en donde sus poblaciones están presentes (Gibbs *et al.*, 2014).

Sin embargo, a partir de la llegada a Galápagos de los primeros seres humanos han sido de las especies más impactadas, directa e indirectamente debido a que gran parte de su área de vida en la islas pobladas ha sido ocupada para establecer zonas de producción agropecuaria, también debido a la introducción intencional y/o accidental de especies de vertebrados e invertebrados que causan estragos sobre las diferentes poblaciones, tanto por depredación como por competencia/destrucción de sus hábitats (Bastille-Rousseau *et al.*, 2017; Grenier, 2007; Sulloway, 2009), pero sobre todo debido a que en el pasado

fueron intensivamente usadas como fuente de carne fresca y aceite (Conrad & Gibbs, 2021).

Debido a esto en la actualidad, tres de las 15 especies originales (Figura 9) se han extinguido y las 12 restantes están bajo alguna categoría de amenaza según la Lista Roja de las Especies de la UICN (Tabla 1), de hecho casi todas están En Peligro o en Peligro Crítico de Extinción.

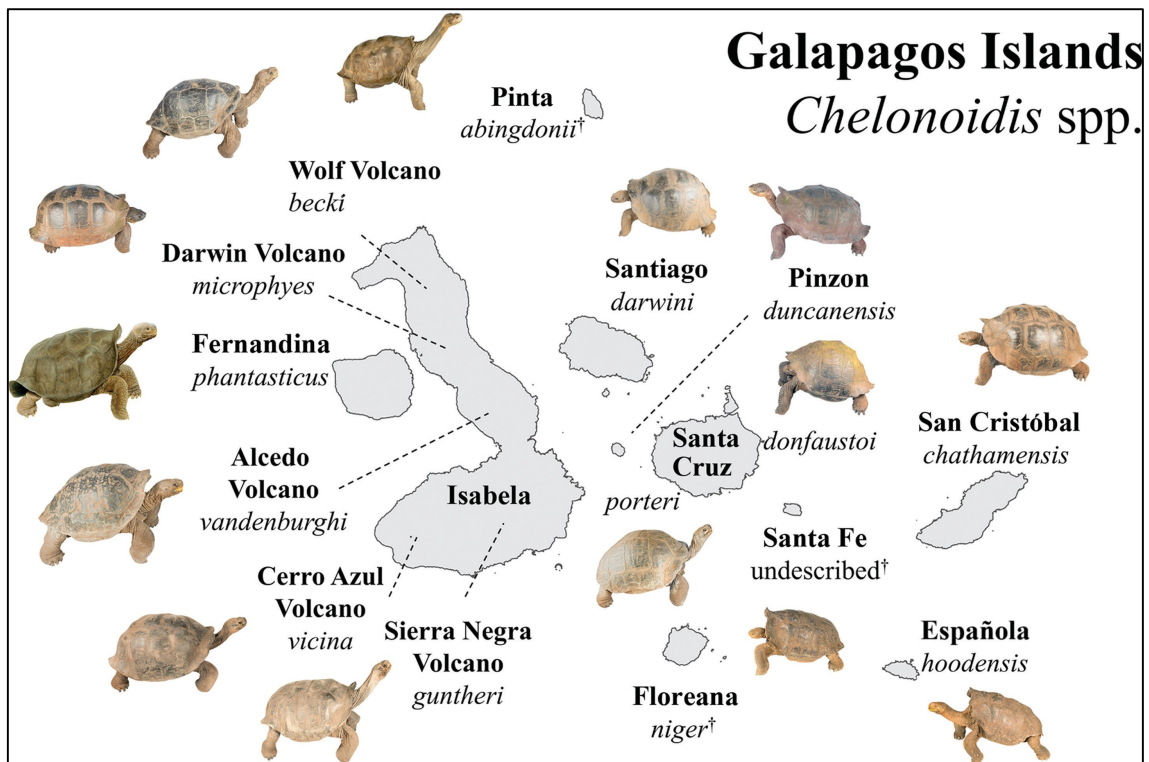


Figura 9. Distribución de las 15 especies de tortugas de Galápagos, incluyendo una imagen real de su tipo morfológico en la edad adulta. Tomada de Frazier, J. (2021). *The Galapagos: Island home of giant tortoises*. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos giant tortoises: 3–21*. Elsevier/Academic Press.

Además, una de las principales razones por las cuales los turistas visitan el archipiélago de Galápagos, es precisamente para ver a las tortugas en estado natural, lo cual otorga a estas especies una alta importancia en términos de contribución a la economía de la población humana de Galápagos, pues el turismo es la principal actividad económica de la provincia (Camperio et. al., 2016; DPNG, 2014).

Tabla 1. Especies de tortugas gigantes de Galápagos del género *Chelonoidis*: Distribución, estado de conservación (UICN) y amenazas principales.

Isla / Volcán	Nombre Científico	Status UICN	Amenazas/ Tendencia
Española	<i>C. hoodensis</i> (Van Denburgh, 1907)	CR	En proceso de recuperación
Fernandina	<i>C. phantasticus</i> (Van Denburgh, 1907)	CR	1 Individuo conocido
Este de Santa Cruz	<i>C. donfaustoi</i> (Poulakakis et al. 2015)	CR	Pérdida de hábitat, especies invasoras
Oeste Santa Cruz	<i>C. porteri</i> (Rothschild 1903)	CR	Pérdida de hábitat, especies invasoras
Santiago	<i>C. darwini</i> (Van Denburgh, 1907)	CR	Especies invasoras
V. Darwin	<i>C. microphyes</i> (Günther 1875)	EN	Especies invasoras
V. Sierra Negra	<i>C. guntheri</i> (Baur 1889)	EN	Pérdida de hábitat, especies invasoras
San Cristóbal	<i>C. chathamensis</i> (Van Denburgh, 1907)	EN	Pérdida de hábitat, especies invasoras
V. Alcedo	<i>C. vandenburghi</i> (Desola 1930)	VU	Especies invasoras
V. Cerro Azul	<i>C. vicina</i> (Günther 1874)	VU	Especies invasoras
V. Wolf	<i>C. becki</i> (Rothschild 1901)	VU	Especies invasoras
Pinzón	<i>C. duncanensis</i> (Pritchard 1996)	VU	Especies invasoras
Floreana	<i>C. niger</i> (Quoy & Gaimard 1824)	EX	Híbridos reproducidos en cautiverio
Pinta	<i>C. abingdonii</i> (Günther 1877)	EX	Híbridos identificados en volcán Wolf
Santa Fe	<i>C. sp.</i>	EX	Extinta sin descripción

A pesar de los enormes esfuerzos de la Dirección del Parque Nacional Galápagos por controlar y/o erradicar las especies introducidas, estas continúan impactando negativamente sobre las tortugas gigantes (Cayot & Tapia, 2009). Estudios recientes muestran que aunque que las islas mantienen la mayor parte de sus especies nativas y endémicas, y ninguna o muy pocas especies introducidas, en ausencia permanente o poblaciones reducidas de tortugas se genera pérdida de la integridad ecológica de los ecosistemas (Hunter *et al.*, 2021). Pues al ser las tortugas gigantes especies ingenieras de los ecosistemas, su declive ha llevado a un estado sucesional dominado por plantas leñosas, una situación que podría ser mitigada mediante la restauración de las tortugas a gran escala (Bastille-Rousseau *et al.*, 2017; Gibbs *et al.*, 2008, 2010; Tapia, *et al.*, 2021b).

Aún persisten algunas amenazas incluyendo: la cacería furtiva, enfermedades introducidas por actividades antrópicas (introducción de animales domésticos, vectores, plagas), desarrollo de infraestructuras como caminos, cercados y urbanizaciones en algunas de las islas pobladas, y los impactos continuos y potenciales causados por las especies invasoras y otros cambios ambientales. Todo esto resulta problemático tanto para las tortugas, como para sus hábitats y ecosistemas, pues incluye la pérdida de recursos críticos. Especialmente los cactus en zonas áridas y los campos de forrajeo en las partes altas de las islas

pobladas (Bastille-Rousseau *et al.*, 2019; Ellis-Soto *et al.*, 2017; Hunter *et al.*, 2013).

En términos ecológicos las tortugas gigantes de Galápagos juegan un papel crucial ya que sus patrones de pastoreo afectan la estructura de la vegetación (Gibbs *et al.*, 2008, 2010). Esto influye en la presencia y abundancia de otras especies de flora y fauna. Además, moldean el ecosistema donde se desarrollan, ya que sus movimientos y comportamiento de forrajeo ayudan a dar forma al hábitat, creando microambientes para otras especies (Ellis-Soto *et al.*, 2017; Hunter *et al.*, 2013, 2021).

1.4.11. Iguanas Terrestres

Entre las especies emblemáticas del archipiélago de Galápagos, también están las iguanas terrestres del género *Conolophus*, de las cuales existen tres especies todas endémicas: iguana terrestre amarilla (*Conolophus subcristatus* Gray 1831) distribuida en siete islas (Santa Cruz, Isabela, Fernandina, Santiago, Seymour Norte, Baltra y Plaza Sur); iguana terrestre pálida (*C. pallidus* Heller 1903) endémica para Santa Fe y la recientemente descrita iguana terrestre rosada (*C. marthae* Gentile & Snell, 2009) restringida únicamente a aproximadamente 10 km² en el área noreste de volcán Wolf en el norte de la isla Isabela (Figura 10) (Gentile *et al.*, 2009; Snell & Christian, 1985).

Para los ecosistemas de Galápagos, las iguanas terrestres son un componente clave, debido a su rol ecológico como ingenieras de los ecosistemas (Traveset *et al.*, 2016). Sin embargo, tal como ha sucedido con otras especies en el Archipiélago, las iguanas terrestres también han sido severamente afectadas por especies invasoras, ocasionando declives drásticos en sus poblaciones y, por consiguiente, afectando a su funcionalidad en el área de vida (Christian *et al.*, 1983; Gentile *et al.*, 2015).

Iniciativas para eliminar las especies invasoras como agentes de impactos negativos han sido ejecutadas. Además se han desarrollado programas de crianza inicial, con lo cual se ha logrado detener el declive de las poblaciones de iguanas terrestres amarillas (Cayot & Oftedal, 1995; Fabiani *et al.*, 2011). Casi dos décadas han pasado desde el cierre del programa de crianza inicial de iguanas terrestres amarillas, aunque se conoce la persistencia de especies invasoras como gatos, cabras e incluso asnos salvajes en las zonas de vida de estos reptiles endémicos (Harper *et al.*, 2011; Traveset *et al.*, 2016).

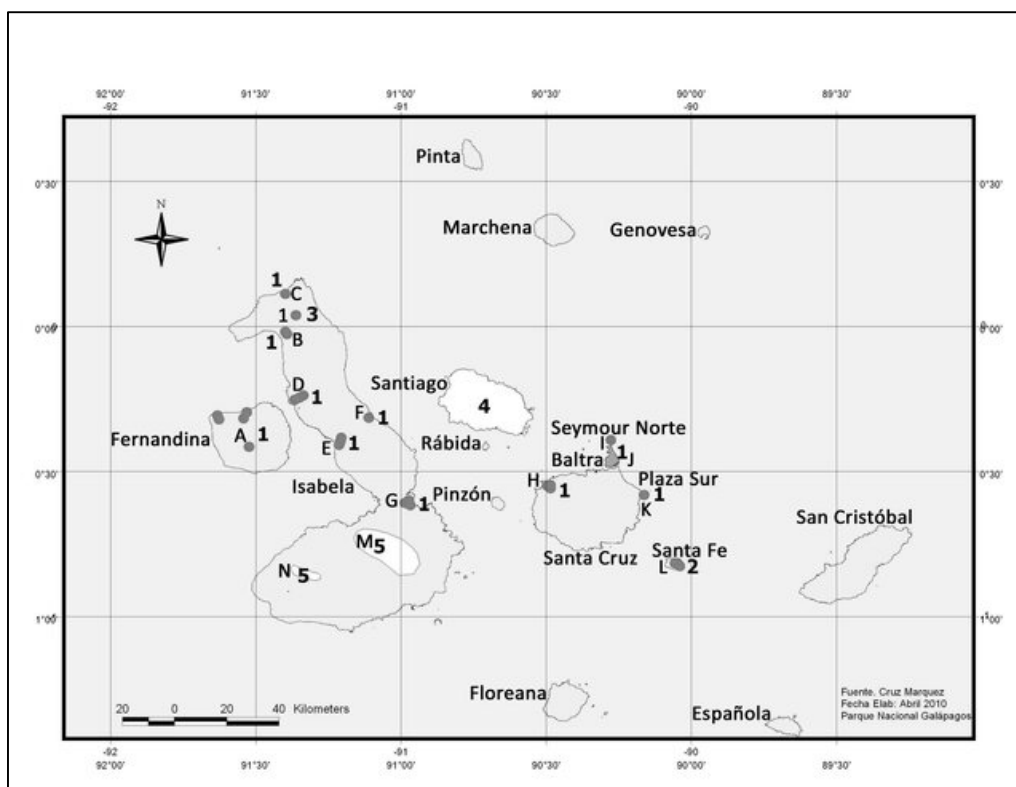


Figura 10. Distribución de las 3 especies de iguanas terrestres (*Conolophus subcristatus* (1), *pallidus* (2) y *marthae* (3)). Tomada de Márquez, C., Edgar, M., Gentile, G., Tapia, W., Zabala, J., Naranjo, S., & Llerena, A. (2010). Estado poblacional de las iguanas terrestres *marthae*: Squamata, Iguanidae), Islas Galápagos. *Boletín Técnico, Serie Zoológica*, 9 (6), 19–37.

Las iguanas terrestres enfrentan diversas amenazas que ponen en riesgo su supervivencia, una de las principales sigue siendo la introducción de especies invasoras, como perros, gatos y ratas, debido a que estos depredadores exóticos encuentran en las iguanas terrestres una fuente de alimento fácil, lo que las ha llevado a un declive significativo en algunas islas (Conrad & Gibbs, 2021; Fabiani *et al.*, 2011; Márquez *et al.*, 2010; Snell *et al.*, 2008; Tapia *et al.*, 2021b).

Capítulo 2

Objetivos



2. Objetivos

El objetivo principal de este estudio fue “**Evaluar el papel funcional de las tortugas gigantes y las iguanas terrestres en los ecosistemas áridos de las Islas Galápagos**”.

Pues a pesar de que el archipiélago es reconocido por su singularidad ecológica y biodiversidad, se identificó notables vacíos de conocimiento sobre el rol funcional de dos de sus grupos de especies más emblemáticas y estudiadas: las tortugas gigantes y las iguanas terrestres. En particular, se observó una falta de información en cuanto a su papel funcional, especialmente en las islas áridas, en donde sus poblaciones han sido diezgadas, quedando muy pocos individuos o incluso se han extinguido.

Por lo tanto, el estudio buscó abordar estos vacíos, planteando preguntas específicas para llenar esos vacíos y generar información útil para su manejo y la restauración de los ecosistemas donde viven:

1. ¿Cuál es el rol de las tortugas gigantes como especies clave e ingenieras en los ecosistemas áridos de las islas oceánicas?
2. ¿Cuál es la capacidad de adaptación de las tortugas gigantes de Española (*Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907) introducidas en la isla de Santa Fe y su contribución potencial al proceso de restauración ecológica de sus ecosistemas?
3. ¿Qué diferencias existen en la estructura de las comunidades de plantas entre áreas con y sin reptiles (tortugas gigantes e iguanas terrestres) como ingenieros del ecosistema a escala de sitio, así como del paisaje (isla)?
4. ¿Cuál es la diferencia entre comunidades vegetales en islas con y sin reptiles herbívoros?

En base de los antecedentes expuestos en la introducción general que describen el estado del arte, en cuanto al conocimiento del rol ecológico que desempeñan los reptiles megaherbívoros en ecosistemas insulares, el propósito de esta investigación fue “Evaluar el rol funcional de las tortugas gigantes y las iguanas terrestres en los ecosistemas áridos de las islas Galápagos”.

Por lo tanto, para responder a las preguntas de investigación planteadas en líneas anteriores, fueron objetivos específicos de esta tesis los siguientes:

2.1. Objetivos Específicos

1. Evaluar el rol de las tortugas gigantes como especies clave e ingenieras de los ecosistemas áridos en islas oceánicas, usando como caso de estudio el de *Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907 en la isla Española.
2. Analizar la adaptación de las tortugas gigantes de Española (*C. hoodensis* Van Denburgh, 1907) introducidas a Santa Fe como especie análoga, para contribuir al proceso de restauración ecológica de sus ecosistemas.
3. Comparar la estructura de comunidades de plantas con y sin reptiles como ingenieros del ecosistema en las escalas de sitio (con el uso de exclusiones) e isla (entre islas con y sin reptiles herbívoros).

Capítulo 3

Resultados



3. Resultados

Los resultados de esta tesis doctoral están estructurados en una compilación de tres artículos publicados en revistas científicas indexadas y posicionadas en el cuartil 1, según los criterios del Journal Citation Reports (JCR, Science Edition, Clarivate) de su año de publicación. A continuación se describe cada artículo con su respectivo título, los nombres de los coautores, la referencia de la revista y una breve síntesis de cada uno de ellos, lo cual es complementado en detalle en la parte final de esta memoria con la inclusión de los artículos originales completos.

3.1. Tapia, W., Goldspiel, H. B., & Gibbs, J. P. (2021). Introduction of giant tortoises as a replacement “ecosystem engineer” to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos. *Restoration Ecology*, e13476. <https://doi.org/10.1111/rec.13476>

3.2. Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2022). Galapagos land iguanas as ecosystem engineers. *PeerJ*, 10, e12711. <http://doi.org/10.7717/peerj.12711>

3.3. Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2023). Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. *Conservation Letters*, 00, e12968. <https://doi.org/10.1111/conl.12968>



3.1. Introducción de tortugas gigantes como "ingenieras del ecosistema" sustitutas para facilitar la restauración de la Isla Santa Fe, Galápagos



Introduction of giant tortoises as a replacement “ecosystem engineer” to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos

Washington Tapia^{1,2}, Harrison B. Goldspiel¹, and James P. Gibbs^{1,3}

¹Galapagos Conservancy, Fairfax, VA, USA

²University of Malaga, Science Faculty, Malaga, Spain

³Department of Environmental Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY, USA

Restoration ecology, 2022, vol. 30, no 1, p. e13476

<http://doi: 10.1111/rec.13476>

3.1.1. Resumen

El restablecimiento de ingenieros del ecosistema mediante la introducción de especies de reemplazo en todo el mundo está siendo cada vez más propuesto para facilitar la restauración de los ecosistemas de islas. Sin embargo, los desafíos y riesgos asociados permanecen en gran parte desconocidos. Evaluamos la primera fase (2015-2020) de un programa para restaurar una población de tortugas gigantes, ingenieras del ecosistema de los ecosistemas terrestres de Galápagos, durante la cual un total de 551 tortugas juveniles y 31 subadultas de la especie no nativa de la Isla Española (*Chelonoidis hoodensis*) fueron trasladadas a la isla Santa Fe.

Después de 5 años, la mayoría (85%) de las tortugas liberadas permanecen vivas, exhibiendo tasas vitales robustas, comparables a las de sus congéneres en su área de distribución nativa, habiendo colonizado el 10% de la isla, mediante dispersión gradual desde el punto de liberación. Las poblaciones de un cactus arbóreo (*Opuntia echios*) —una especie clave para muchos organismos en la isla y beneficiario previsto de la restauración de las tortugas— y las iguanas terrestres (*Conolophus pallidus*) —un reptil herbívoro endémico considerado potencialmente en riesgo por la introducción de las tortugas— ambas incrementaron coincidentemente con la llegada de las tortugas.

Experimentos de exclusión de herbívoros revelaron que la comunidad vegetal de la isla manifestó una respuesta a la llegada de las tortugas. Sin embargo, la ingeniería significativa de la vegetación de la isla requerirá muchas décadas. Estos resultados destacan la primera etapa de lo que parece ser una intervención de conservación exitosa que puede servir como un "prueba de concepto" para la introducción de reemplazos ecológicos a otras islas en Galápagos, y potencialmente para otros ecosistemas insulares en todo el mundo.

3.1.2. Antecedentes

El restablecimiento de las funciones de especies ingenieras de los ecosistemas mediante la introducción de especies sustitutas, se está proponiendo cada vez más como herramienta para facilitar la restauración de ecosistemas insulares en todo el mundo, pero los desafíos inherentes a esa acción, así como los riesgos asociados, aún son ampliamente desconocidos.

En este capítulo se evaluó la primera fase (2015-2020) de un programa para restaurar una población de tortugas en la isla Santa Fe, durante la cual fueron liberadas un total de 551 tortugas juveniles y 31 subadultas todas de la especie endémica de la Isla Española, *Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907.

3.1.3. Metodología

En este estudio publicado en *Restoration Ecology*, se recopiló datos sobre la supervivencia y tasas vitales de la especie de tortuga introducida, comparándolas con las de individuos de la misma especie en su isla de origen. Además, se usó un mismo punto de liberación, para poder estudiar el proceso de colonización de la isla por parte de las tortugas, mediante el registro de su dispersión desde el punto de liberación.

También se examinó el impacto que podía tener la introducción de las tortugas sobre otras especies clave del ecosistema de la Isla Santa Fe. Se puso especial atención en el cactus arbóreo *Opuntia echios* var. *Barringtonensis* E.Y. Dawson, que es fundamental para para la supervivencia de numerosos organismos en la isla, y cuya conservación se busca garantizar con la restauración de la población de tortugas.

Asimismo, se analizó la población de iguanas terrestres pálidas (*Conolophus pallidus* Heller, 1903), especie megaherbívora, también endémica de la isla y que algunos autores la consideraban potencialmente en riesgo debido a la introducción de las tortugas.

3.1.4. Resultados y Discusión

Entre lo más destacado de los hallazgos del estudio, está el hecho que después de cinco años de vigencia del programa de introducción de tortugas, la mayoría (86%) siguen vivas, mostrando tasas vitales robustas comparables a las de individuos en su isla original.

Por su parte, el incremento en las poblaciones de cactus *Opuntia* e iguanas terrestres pálidas, coincidiendo con la llegada de las tortugas, muestra claramente el efecto positivo que el retorno del megaherbívoro faltante en este caso en Santa Fe, pero en general en cualquier ecosistema, puede tener en otras especies y como tal sobre la integridad ecológica del ecosistema intervenido.

Un aspecto importante que hay que resaltar, por sobre cualquier otro aspecto de los resultados de este estudio, es que a pesar de que había preocupaciones por los impactos potencialmente indeseables de la introducción de tortugas en Santa Fe sobre la iguana pálida, la población de iguanas creció durante los ocho años de monitoreo, incluso en el área de fuerte superposición con las tortugas introducidas. Esto claramente sugiere que las dos especies pueden facilitar la existencia la una de la otra en lugar de entrar en conflicto.

Los experimentos de exclusión de herbívoros, también revelaron que la comunidad vegetal de la isla mostró una respuesta modesta a la llegada de las tortugas. Sin embargo, resultó también evidente que para que los efectos de ingeniería ecosistémica de las tortugas sobre la vegetación de la isla sean notorios a nivel del paisaje, se requerirá muchas décadas.

No obstante de aquello, estos resultados destacan la primera etapa de lo que parece ser una exitosa intervención de conservación, que puede servir como una "prueba de concepto", para la introducción de sustitutos ecológicos en otras islas de Galápagos y, potencialmente, en otros ecosistemas insulares alrededor del mundo.

3.2. Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas



Galápagos land iguanas as ecosystem engineers

Washington Tapia^{1,2} and James P. Gibbs^{1,3}

¹Galapagos Conservancy, Fairfax, VA, USA

²University of Malaga, Science Faculty, Malaga, Spain

³Department of Environmental Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY, USA

PeerJ 10:e12711

<http://doi.org/10.7717/peerj.12711>

3.2.1. Resumen

Se han documentado bien las disminuciones de los reptiles herbívoros de gran tamaño, pero no sus consecuencias para la función del ecosistema. Comprender cómo los reptiles herbívoros de gran tamaño modelan los ecosistemas es relevante, dada la actual preocupación por la restauración de islas tropicales donde las tasas de extinción son desproporcionadamente altas y los reptiles son prominentes como herbívoros.

En este estudio, medimos los resultados a nivel del ecosistema de un cuasiexperimento a largo plazo representado por dos islas adyacentes dentro del Archipiélago de Galápagos, una con y otra sin iguanas terrestres de Galápagos (*Conolophus subcristatus*), herbívoros de gran tamaño conocidos por alimentarse de muchas especies de plantas. Caracterizamos las comunidades vegetales en cada isla desarrollando imágenes aéreas de alta resolución (<1 cm²), delimitando la extensión de asociaciones de plantas y contando las plantas individuales en cada una.

En presencia de las iguanas, hubo considerablemente menos cobertura de plantas leñosas, más áreas con pastos estacionales y muchos menos cactus. Los cactus tenían una distribución más agrupada donde las iguanas estaban ausentes que donde estaban presentes.

Este estudio proporcionó evidencias sólidas de que las iguanas terrestres de Galápagos pueden modificar sustancialmente la estructura de las comunidades de plantas terrestres. Por lo tanto, la restauración de reptiles herbívoros de gran tamaño, como las iguanas terrestres y las tortugas gigantes, debe considerarse como un componente importante de la restauración del ecosistema en general, especialmente para las islas tropicales de las cuales han sido extirpadas por causas antrópicas.

3.2.2. Antecedentes

La disminución de las poblaciones de reptiles herbívoros de gran tamaño, conocidos como megaherbívoros, ha sido ampliamente documentada. Sin embargo, las consecuencias para la integridad ecológica de los ecosistemas donde ocurren dichas disminuciones, no están bien comprendidas, debido a la falta de estudios.

Por lo tanto, comprender cómo estos reptiles herbívoros modifican los ecosistemas, y contribuyen a su funcionamiento resulta urgente e importante, especialmente debido a la creciente necesidad de trabajar en la restauración ecológica de islas tropicales, donde las tasas de extinción de especies son desproporcionadamente altas con respecto a las áreas continentales, y donde ante la ausencia total o parcial de mamíferos herbívoros, los reptiles son quienes ocupan ese nicho ecológicamente esencial.

3.2.3. Metodología

En este estudio publicado en PeerJ, se evaluó los efectos a largo plazo y a nivel de ecosistema (léase paisaje) de un cuasi-experimento natural, representado por dos pequeñas islas adyacentes dentro del Archipiélago de Galápagos: las islas Plaza Norte y Plaza Sur, situadas al este de la isla Santa Cruz.

A pesar de ser muy similares y sólo estar separadas por un pequeño canal marino, una isla tiene una población de iguanas terrestres de Galápagos (*Conolophus subcristatus* Gray 1831), reptiles herbívoros de gran tamaño, conocidos por alimentarse de muchas especies de plantas, y la otra no tiene iguanas.

Para caracterizar las comunidades vegetales de cada isla, se levantó y utilizó imágenes aéreas de alta resolución (<1 cm²), logrando delimitar tanto las asociaciones de plantas, como contar individualmente cada planta en ambas islas.

3.2.4. Resultados y Discusión

Los resultados, mostraron que hay una drástica disminución en la cobertura de plantas leñosas, una mayor área con pastos estacionales y una menor cantidad de cactus, en presencia de las iguanas terrestres. Otro aspecto a resaltar y específico de *Opuntia echios* Howell, fue que cuando se comparó su distribución entre las islas con y sin iguanas, se encontró que presentó una distribución más agrupada en áreas donde las iguanas están ausentes.

A partir de la sólida evidencia que se encontró de que las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras del ecosistema, pueden tener un impacto significativo en la estructura y composición de las comunidades de plantas terrestres en las islas o áreas donde habitan, resulta claro que la restauración de las poblaciones de reptiles megaherbívoros, como las iguanas terrestres y las tortugas gigantes, debe ser usado como uno de los componentes más importantes del proceso de restauración ecológica global de ecosistemas, especialmente en islas tropicales en las que las poblaciones de estos reptiles, debido a causas atribuibles directa o indirectamente al ser humano, han sufrido drásticas disminuciones, o incluso han sido extirpadas por completo y se requiere su retorno.

Los resultados obtenidos en este estudio, proporcionan una sólida base científica que resalta lo crítico que resulta restablecer las poblaciones de megaherbívoros en los ecosistemas insulares, como herramienta para promover la salud y la resiliencia de los ecosistemas, debido a que claramente juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la capacidad de los ecosistemas insulares de autosostenerse en el tiempo y en el espacio. Especialmente en un contexto de altas tasas de extinción y deterioro ambiental en las islas tropicales.

La reintroducción de herbívoros de cuerpo grande, podría tener un efecto positivo tanto en la estructura como en el funcionamiento de los ecosistemas intervenidos. Por lo tanto, debería ser considerada como una herramienta en futuros esfuerzos de restauración ecológica de islas tropicales.

3.3. La reintroducción de las tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema moldea las comunidades de plantas a escalas local y de paisaje



Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales

Washington Tapia^{1,2,3} and James P. Gibbs^{1,4}

¹Conservando Galapagos, Puerto Ayora, Ecuador

²Galapagos Conservancy, Washington DC, USA

³University of Malaga, Science Faculty, Malaga, Spain

⁴Department of Environmental Biology, State University of New York College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY, USA

Conservation Letters. 2023; e12968

<https://doi.org/10.1111/conl.12968>

3.3.1. Resumen

La reintroducción de la megafauna como método para la rewilding trófico está siendo cada vez más utilizada para promover la reintroducción de megafauna en ecosistemas insulares, aunque la respuesta del ecosistema a la restauración poblacional una vez que ocurre la reintroducción de megafauna sigue siendo poco estudiada. En este estudio sobre una población de tortugas gigantes de Galápagos reintroducidas en una isla árida, los cercados excluyentes de tortugas, monitoreados durante un período de ocho años, revelaron que en respuesta a la presencia de tortugas, la cobertura y el número de plantas herbáceas y plantas leñosas regeneradas disminuyeron, mientras que la extensión de la cobertura de pastos aumentó. El mapeo de la vegetación durante un período de 15 años en toda la isla indicó que una densidad umbral de 1-2 tortugas por hectárea detuvo la incursión de las plantas leñosas y desencadenó un cambio en este ecosistema tipo sabana hacia más pastos. La restauración de esta población de tortugas gigantes ha moldeado las comunidades vegetales tanto a escala local como del paisaje, con efectos en cascada sobre muchos componentes de la biodiversidad en la isla.

3.3.2. Antecedentes

El restablecimiento de especies de megafauna en ecosistemas insulares, es una herramienta conocida como "trophic rewilding," que se está utilizando cada vez con más frecuencia para promover la restauración de dichos ecosistemas. Sin embargo, un aspecto que ha estado muy poco estudiado es la respuesta del ecosistema, una vez que se produce la reintroducción de la especie de megafauna utilizada.

3.3.3. Metodología

En este estudio publicado en Conservation Letters, se estudió los efectos de la presencia de una especie de megaherbívoro reinsertado en un ecosistema

insular donde fue extirpado. Para ello se usó como estudio de caso, el de las tortugas gigantes de la isla Española (*Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907) en el archipiélago de Galápagos, que desde 1971 hasta el 2014, anualmente, fueron repatriadas a la isla en grupos de tortugas juveniles de cinco años de edad. Entonces, el objetivo primario del estudio fue medir su efecto sobre la comunidad vegetal y otros componentes de la biodiversidad de la isla.

Para lograrlo, se estableció parcelas permanentes con y sin cercado para aislar a las tortugas y durante un período de ocho años, anualmente se midió los cambios en la cobertura de plantas herbáceas y en la regeneración de plantas leñosas y el cactus arbóreo *Opuntia megasperma* Howell, en respuesta a la presencia de las tortugas.

Además, con el propósito de tener la posibilidad de analizar cómo la densidad de tortugas afectaba al ecosistema de tipo sabana en la isla, utilizando imágenes satelitales sin nubes, se analizó la extensión espacial de la vegetación leñosa en 1650 celdas de una hectárea cada una, en la parte central de la isla, donde hay mayor concentración de tortugas, y se realizó un mapeo de la vegetación, durante un período de 15 años entre áreas que albergan diferentes densidades de estos reptiles.

3.3.4. Resultados y Discusión

Los resultados mostraron que la presencia de tortugas gigantes tuvo un impacto significativo en la comunidad vegetal de la isla, pues en los sitios en los que se excluyó a las tortugas, hubo un incremento en la cobertura de plantas herbáceas y en el número de plantas leñosas, producto de la regeneración natural. Mientras que en las áreas donde estaban presentes las tortugas, se observó una disminución en la cobertura de plantas herbáceas y en el número de plantas leñosas, especialmente aquellas producto de la regeneración natural. Pero la cobertura de pastos, en cambio, aumentó.

Producto del mapeo de la vegetación, se encontró que una densidad de 1-2 tortugas por hectárea, es suficiente para evitar que las plantas leñosas ocupen áreas que deberían ser usadas por otras especies menores, y como resultado provocar un cambio hacia un ecosistema tipo sabana, más dominado por pastos, los cuales son estacionales.

El repoblamiento de la isla Española con tortugas de su propia especie, ha tenido un impacto positivo y significativo en la estructura y composición de las comunidades vegetales de la isla en general, pues la presencia de las tortugas gigantes, está contribuyendo a la disminución de las plantas leñosas y herbáceas, y al incremento de los pastos, como suele ser normal en un ecosistema tipo sabana.

En síntesis, este estudio muestra que la reintroducción de megafauna a ecosistemas insulares, puede tener efectos en cascada en muchos componentes de la biodiversidad, y que, claramente, la densidad de la población de la especie de megafauna reintroducida, puede jugar un papel crucial en la configuración del ecosistema.

Capítulo 4

Discusión General



4. Discusión General

En la mayoría de regiones del mundo, la megafauna ha sido drásticamente reducida, lo que la vuelve funcionalmente extinta (Atwood *et al.*, 2020; Plotkin, 1989; Storch *et al.*, 2022). La continua "degradación trófica" ha resultado en la pérdida de grupos funcionales completos y la relajación del control de arriba hacia abajo en los ecosistemas actuales (Christianen *et al.*, 2022; Vera-Chamochumbi, 2020). Se sabe que los grandes herbívoros mamíferos contemporáneos tienen fuertes efectos en la abundancia de especies de plantas leñosas, la diversidad de plantas, el ciclo de nutrientes y otras biotas (Gibbs *et al.*, 2010; Griffiths *et al.*, 2010). Muchos de estos conocimientos se han desarrollado mediante el uso de cercados, que son una poderosa forma de aislar los efectos de los herbívoros en las comunidades de plantas y, por extensión, en los ecosistemas (Malhi *et al.*, 2016).

La mayoría de los estudios sobre los efectos del colapso de los herbívoros en los ecosistemas se centran en los grandes mamíferos en los continentes, pero las faunas de las islas han sufrido una extinción mucho mayor y los reptiles son a menudo los principales herbívoros en tales sistemas (Falcón & Hansen, 2018; Malhi *et al.*, 2016). Sabemos muy poco sobre el rol de los herbívoros reptiles, especialmente en los ecosistemas de islas tropicales (Atwood *et al.*, 2020).

Se está haciendo esfuerzos concertados para restaurar las poblaciones de reptiles en todo el mundo, pero no está claro el motivo para hacerlo (Soorae, 2010). Cabe entonces preguntarse por ejemplo ¿por qué restaurar las poblaciones de tortugas e iguanas terrestres? ¿Sólo porque las especies son interesantes y emblemáticas o porque desempeñan funciones importantes en el ambiente? Es por esto por lo que esta tesis se enfocó en los reptiles como los principales herbívoros de Galápagos, donde varias especies, ecosistemas e incluso islas completas, tanto en el pasado, como en la actualidad se han sometido a programas de restauración.

Por lo tanto, se hipotetizó que los reptiles megaherbívoros en Galápagos son ingenieros del ecosistema. Pero se sabe muy poco sobre su rol ecológico. Además, la investigación doctoral se enfocó en las zonas áridas que predominan en las Galápagos y son ecosistemas tipo sabana, en los que se esperaba que los herbívoros sean quienes median las relaciones competitivas, asociadas principalmente con el agua entre las gramíneas y las demás plantas.

Así entonces, partiendo de la hipótesis de que el clima es el principal impulsor del cambio en la vegetación en Galápagos, pero el consumo de pastos por parte de las tortugas gigantes e iguanas terrestres favorecería a las comunidades de plantas herbáceas, al tiempo que reduciría las plantas leñosas en estos ecosistemas tipo sabana, se utilizó cercados en dos islas áridas para examinar los efectos de las tortugas gigantes e iguanas terrestres durante ocho años, el cual constituye un período de suficiente fluctuación en el clima de Galápagos como para medir sus efectos sobre las comunidades vegetales.

Esto es coherente con el creciente interés en el restablecimiento de especies ingenieras de los ecosistemas, que son especies que cambian el contexto abiótico del cual dependen en gran medida las interacciones bióticas, para facilitar la restauración del ecosistema. De hecho es de creciente interés (Byers *et al.*, 2006), especialmente en ecosistemas insulares, donde las tasas de extinción son elevadas (Holmes *et al.*, 2019; Simberloff, 2000), especialmente entre los herbívoros de gran tamaño, los que generalmente suelen ser los ingenieros del ecosistema (Malhi *et al.*, 2016).

Además, los ecosistemas insulares están compuestos por comunidades bióticas más simplificadas que tienen una menor redundancia funcional, por lo que las extinciones de especies ingenieras del ecosistema generan efectos en cascada, sustanciales en otras especies (Singh *et al.*, 2018; Thakur *et al.*, 2020). Sin embargo, en muchos sistemas insulares, la extinción de las especies ingenieras originales ha eliminado la opción de introducirlas para restablecer esos procesos y servicios (Griffiths *et al.*, 2010). Hacerlo, requiere que el nicho dejado vacante por la extinción de una especie nativa, sea ocupado mediante un reemplazo

ecológico, es decir, la introducción de una especie ecológicamente similar fuera de su rango histórico (IUCN, 2013).

Estas introducciones de conservación, se están proponiendo cada vez más y de hecho, ya están en marcha en algunas áreas, aunque a escala espacial limitada en los ecosistemas insulares (Frazier, 2021), por lo que resulta evidente que se necesita estudios de caso de la implementación a gran escala, que aborden los desafíos de utilizar especies ingenieras del ecosistema para restaurar sistemas ecológicos completos.

4.1. Introducción de tortugas gigantes como "ingenieras del ecosistema" sustitutas para facilitar la restauración de la Isla Santa Fe, Galápagos

En ese contexto, en el primer artículo que conforma esta tesis, se incluye un estudio de caso de la introducción con fines de conservación de tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema sustitutas en la Isla Santa Fe, una de las islas más antiguas del Archipiélago de Galápagos, deshabitada y hogar de una variedad de especies endémicas. Como parte de la Iniciativa Galápagos, se inició un proyecto colaborativo de 15 años (2014-2028) implementado por Galápagos Conservancy y la Dirección del Parque Nacional Galápagos. Entre el 2015 y 2021 fueron introducidas a la isla tortugas de la especie *Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907, originarias de la Isla Española, como reemplazo ecológico de la extinta tortuga endémica de Santa Fe *Chelonoidis sp.* La isla es baja (< 260 metros sobre el nivel del mar), de forma rectangular, con un área de 2.413 hectáreas, se encuentra en el centro del Archipiélago, y está dominada por matorrales abiertos y desérticos, hasta bosques más densos de estepas de hoja caducifolia durante la estación seca (Hamann, 1979).

La biota de Santa Fe incluye especies endémicas y no se conoce que haya sufrido extinciones, con la única excepción de la tortuga gigante endémica de Santa Fe (*Chelonoidis sp.*) que fue diezmada hasta la extinción, por la

sobreexplotación por parte de los marineros en los siglos XVIII y XIX (Tapia *et al.*, 2021b). La extinción de las tortugas gigantes, que son especies ecológicamente esenciales en los ecosistemas de Galápagos (Hunter *et al.*, 2021), combinada con la introducción de herbívoros exóticos, ha llevado al estado abiótico degradado actual del ecosistema terrestre de Santa Fe. La transformación de la vegetación de la isla, después de una invasión de al menos cien años, por miles de cabras ferales (Carrion *et al.*, 2011), ha sido bien documentada por (Hamann, 1977 y 1993), mostrando que ha provocado una grave erosión del suelo y cambios sustanciales en la estructura, pero no en la composición de la vegetación de la isla (Hamann, 1979, 2004). Por otra parte, la población del cactus endémico *Opuntia echios var. barringtonensis* E.Y. Dawson, que fue evaluada por la Dirección del Parque Nacional Galápagos en 2011 domina el paisaje general, con un tamaño poblacional estimado de aproximadamente 250.000 individuos.

Sin embargo, cuando se analizó un período más largo de tiempo (1000 años), la isla parece haber soportado una presencia más extensa de plantas herbáceas, como pastos y dicotiledóneas anuales, probablemente debido a la extinción de las tortugas gigantes hace casi dos siglos, como lo demuestran las formas de isótopos de carbono característicos de plantas leñosas, versus pastos que son mucho más frecuentes en las capas superficiales y más recientes del suelo que en las capas más profundas y más antiguas (Tapia *et al.*, 2021a).

Con las cabras ahora erradicadas, la isla se está recuperando lentamente (Clark *et al.*, 1981; Hamann, 1993a), pero hasta hace poco carecía de tortugas gigantes. Aunque es imposible resucitar a la extinta tortuga gigante de Santa Fe, en otras islas del Archipiélago, existen tortugas similares, originarias de ecosistemas áridos, muy parecidos a los típicos de Santa Fe. Por lo tanto, considerando que desde el año 2015, siguiendo las pautas desarrolladas por la IUCN para dirigir traslocaciones orientadas a la conservación (IUCN/SSC, 2013), fueron liberadas más de 500 tortugas, en su mayoría jóvenes de 5 años, de la especie de Española (*Chelonoidis hoodensis* Van Denburgh, 1907), las cuales están estrechamente relacionadas genéticamente con la tortuga de Santa Fe

original (Poulakakis *et al.*, 2008), el presente estudio realizó un seguimiento sistemático de dicho proceso.

En consecuencia, los resultados clave de los primeros cinco años de esta introducción de conservación, para facilitar la restauración del ecosistema de la isla, abordaron tres problemas relevantes para las introducciones de conservación de especies ingenieras de los ecosistemas, como sustitutas o análogas ecológicas para facilitar la restauración de ecosistemas insulares en todo el mundo: 1) la viabilidad de la población de una especie sustituta introducida como ingeniera de los ecosistemas desde fuera de su área nativa, para reemplazar a una especie que se extinguió hace mucho tiempo, 2) los beneficios incipientes de la introducción al ecosistema, en este caso al facilitar el reclutamiento de los cactus (Gibbs *et al.*, 2010) y alterando las interacciones entre las plantas leñosas y las gramíneas (Selles, 2019) en este ecosistema tipo sabana, y 3) los riesgos potenciales, que en este caso implicaba impactos potencialmente indeseables en la población de la iguana terrestre, también endémica de la isla, la iguana terrestre pálida (*Conolophus pallidus*), una especie también considerada como un megaherbívoro, con el que se podría superponer la tortuga introducida (Cano, 2018) y que podría llevar a la disminución en su población.

A pesar de que algunos miembros de una organización científica, basados en percepciones personales, han criticado mordazmente el proyecto y que incluso, algunos autores han sugerido que la presencia de las tortugas constituye una amenaza para las iguanas terrestres (Gentile, 2020), el hecho de que la tasa de supervivencia anual de las tortugas jóvenes introducidas en la isla, resultó en 503 tortugas aún vivas del total de 585 liberadas, hasta cuando se finalizó la toma de datos, ocupando al menos el 11.5% de la isla después de cinco años y que la población de cactus, una especie clave para muchas otras especies en la isla, y la de iguanas terrestres pálidas han aumentado en la última década, coincidiendo con la llegada de las tortugas, sugiere que el uso de las tortugas de Española como análogo ecológico está siendo exitoso. Más aún, si

consideramos que incluso la vegetación de la isla está empezando a mostrar una modesta respuesta a la presencia de las tortugas.

Aunque este último aspecto para que sea significativo, probablemente requerirá muchas décadas, la conclusión general, es que estamos ante la primera etapa de lo que parece ser una intervención de conservación altamente exitosa, que sirve como prueba de concepto para la introducción de sustitutos ecológicos en otras islas de Galápagos, y potencialmente para otros ecosistemas insulares en todo el mundo.

Finalmente, considerando los profundos efectos que los eventos anómalos de El Niño y La Niña tienen en la vegetación de Galápagos (Hamann, 2004), la mediación final de las interacciones entre tortugas-iguanas-plantas, puede ocurrir durante esos eventos episódicos. Por lo tanto, comprender cómo las tortugas e iguanas moldean la vegetación de Santa Fe, probablemente depende de un monitoreo continuo y de más largo plazo de los cercados de exclusión de herbívoros, especialmente durante el próximo ciclo ENSO, dado que poco cambio puede ocurrir en los años intermedios, como ha sido el caso durante los años no-ENSO en los que se enmarcó este estudio.

4.2. Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas

Como se ha mencionado en apartados anteriores, los reptiles en islas a menudo son especies clave en muchos procesos ecológicos, tales como la herbivoría, la dispersión de semillas y el ciclo de nutrientes (Falcón & Hansen, 2018). Sin embargo, los impactos de los reptiles herbívoros en la vegetación son prácticamente desconocidos (Mulder & Keall, 2001). Por lo tanto, se necesita una mejor comprensión de los efectos de la herbivoría de los reptiles en los ecosistemas insulares. Sin embargo, los medios más definitivos para probar los posibles efectos del ecosistema de especies clave implican manipulaciones experimentales de las densidades de herbívoros, como el uso de excluidores de herbívoros, pero este enfoque generalmente no es posible porque dichos

experimentos son laboriosos, costosos y difíciles de ampliar (Debinski & Holt, 2000). Sin embargo, existen cuasi-experimentos (Allen *et al.*, 2017) que tienen muchas de las cualidades de experimentos cuidadosamente diseñados y controlados (Shadish *et al.*, 2002). Estos pueden tomar la forma de contrastes ecológicos entre islas adyacentes con y sin herbívoros (Merlin & Juvik, 1992), proporcionando una oportunidad fortuita para evaluar los procesos causales (Beatty *et al.*, 2018).

En el segundo artículo de este estudio enfocado en Galápagos, se identificó una situación cuasi-experimental natural entre las islas Plaza Norte y Plaza Sur, la que permitió contrastar los impactos de la herbivoría de reptiles a nivel de paisaje: dos pequeñas islas, una con iguanas terrestres (*Conolophus subcristatus* Gray 1831) y la otra sin ellas. Las dos islas contrastadas tenían un tamaño similar, eran inmediatamente adyacentes y comparables en la mayoría de los aspectos, excepto por la presencia de iguanas terrestres, lo que permitió controlar los factores que podrían estructurar las comunidades de plantas y que no estaban relacionados con la herbivoría de reptiles.

Las iguanas terrestres de Galápagos se alimentan de muchas especies de plantas y dispersan semillas a largas distancias (Costantini *et al.*, 2005; Traveset *et al.*, 2016) y a menudo representan el único herbívoro de gran tamaño presente en las islas más pequeñas que conforman la mayoría del archipiélago de Galápagos (Fabiani *et al.*, 2011). Para evaluar los impactos de las iguanas terrestres en la vegetación de estas islas, se obtuvo imágenes de alta resolución para caracterizar la composición de la comunidad de plantas en cada una y así poder evaluar el rol de los reptiles herbívoros en los sistemas insulares y las posibles implicaciones ecológicas de la restauración de reptiles en los ecosistemas insulares (Hansen, 2010).

Como resultado, este estudio proporcionó evidencia de que los reptiles herbívoros de gran tamaño pueden tener un impacto significativo en la estructura de las comunidades de plantas terrestres. Pues, no solamente que había menos vegetación leñosa en la isla con iguanas terrestres, sino que el patrón espacial

de la vegetación leñosa también difirió. Además, el impacto de las iguanas terrestres en los cactus también fue significativo, reduciendo la abundancia de cactus y alterando su distribución espacial.

Esto sugiere que las marcadas diferencias en la vegetación entre las islas, se debieron principalmente al consumo de plantas por parte de las iguanas. Pues es conocido que las iguanas terrestres se alimentan de frutas, flores, hojas y brotes de plantas leñosas (Traveset *et al.*, 2016).

Es posible que la herbivoría de las iguanas terrestres tenga un efecto cascada sobre la comunidad biótica de las pequeñas islas oceánicas, al influir en otros vertebrados terrestres mediante cambios en la estructura y composición del hábitat. Una interacción importante que probablemente resulta de la herbivoría de las iguanas, y que afecta a muchas otras especies en las islas Plaza, involucra a los mamíferos marinos.

Los lobos marinos no pueden navegar a través de la vegetación leñosa cuando buscan sitios para tomar el sol, y prefieren áreas más escasamente vegetadas, las cuales son facilitadas por la herbivoría de las iguanas. Los lobos marinos depositan grandes cantidades de guano, produciendo cambios asociados en la química del suelo (Fariña *et al.*, 2003). Esto fue corroborado por este estudio, que evidenció que la magnitud del impacto de los mamíferos marinos fue mayor en la isla ocupada por las iguanas. Esto sugiere que se requiere estudios adicionales que comparen las comunidades de animales (aves, otros reptiles, invertebrados) de forma que ayuden a comprender, cómo los cambios en las comunidades de plantas desencadenados por las iguanas se extienden al resto de la comunidad biótica en estas islas.

No hay que descartar que las apariciones históricas de una pequeña población de cabras en la década de 1960 y de ratones domésticos en Plaza Sur, podrían haber afectado la vegetación durante su presencia (Campbell *et al.*, 2013; Snell, 1984), pero es poco probable que expliquen las marcadas diferencias en las comunidades de plantas que son evidentes hoy en día, como se demostró con

este estudio, lo que sugiere que la extinción generalizada de los reptiles herbívoros que una vez fueron los herbívoros dominantes en muchos ecosistemas tropicales, podría tener profundas implicaciones en el estado de dichos ecosistemas y las especies que los conforman actualmente. Por lo tanto, resulta evidente que la restauración de las poblaciones de herbívoros de cuerpo grande o megaherbívoros, como las iguanas terrestres y las tortugas gigantes de Galápagos, se convierte en un componente importante de cualquier proceso de restauración de ecosistemas, tanto a nivel de sitio (local) como de paisaje.

4.3. La reintroducción de las tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema moldea las comunidades de plantas a escalas local y de paisaje

Esto fue corroborado con el tercer artículo que conforma esta tesis, pues ese estudio brindó la oportunidad de plantear preguntas sobre el rol de las tortugas gigantes como reptiles megaherbívoros, en la estructuración de las comunidades de plantas tanto a nivel local como del paisaje, así como para explorar las implicaciones de restaurar poblaciones de reptiles en las islas, como una herramienta de restauración activa, para promover la recuperación de un ecosistema completo (Hansen, 2010). Luego de ocho años de monitorear los cambios producidos en la isla Española, en áreas tanto con tortugas como sin tortugas, se registró evidencia de que las tortugas gigantes reintroducidas en esa Isla sí modifican la estructura de sus comunidades de plantas terrestres, siendo posiblemente mediadoras de las relaciones entre las plantas arbóreas y los pastos en estos ecosistemas tipo sabana.

El hecho de que el reclutamiento de la vegetación leñosa y de plantas herbáceas se redujera en áreas a las que las tortugas podían acceder (sin cercados) fue claro, incluso a nivel del paisaje, ya que las áreas sin tortugas se volvieron cada vez más dominadas por la cobertura leñosa durante el período de estudio, mientras que las áreas donde las tortugas se establecieron con mayor densidad perdieron la cobertura leñosa, pasando de una tendencia desde un mayor

dominio de las plantas leñosas, hacia una asociación tipo sabana de árboles y pastos, a una asociación tipo sabana de árboles y pastos. Además, las tortugas ejercieron un impacto sustancial, sobre los cactus (*O. megasperma* Howell), una especie clave para toda la comunidad de vertebrados. Sin embargo, no hubo reclutamiento de *Opuntia* de forma asexual cerca de las plantas adultas, en las áreas donde las tortugas fueron excluidas, a pesar de la gran cantidad de cladodios depositados durante el período de estudio.

Del mismo modo, las tortugas consumieron casi todos los frutos de cactus depositados en las parcelas sin cercado, lo que presupone que se ampliaría en gran medida las posibilidades de dispersión de semillas lejos de la planta madre, donde la depredación de aves sobre las semillas es más intensa (Grant y Grant, 1981), contribuyendo de esta forma a un mayor reclutamiento de cactus en el paisaje más amplio. Esto basado en lo que ocurre con las tortugas gigantes (*Aldabrachelys gigantea* Schweigger 1812) introducidas en un ecosistema insular en el Océano Índico, las cuales mediante la dispersión de semillas, desempeñaron un papel importante en la regeneración de comunidades ricas en palmeras, mientras que tuvieron efectos modestos en las comunidades dominadas por plantas herbáceas (Moorhouse- *et al.*, 2022).

Los cambios observados en este estudio, si bien representaron tamaños de efecto relativamente modestos para todas las variables de respuesta medidas (excepto para la disponibilidad de frutos y cladodios de cactus), parecería que la recuperación de la población de cactus en la isla está en marcha después de la reintroducción de las tortugas, debido a los servicios de dispersión de semillas que estas proporcionan (Gibbs *et al.*, 2008), lo cual considerando que los cactus son un elemento vital para gran parte de la comunidad animal de la isla (Gibbs *et al.*, 2008), resulta de extrema importancia para la diversidad faunística de Española.

Viendo los resultados de los estudios que componen esta tesis, en un contexto más general de los ecosistemas terrestres, es claro que la diversidad de especies está fuertemente relacionada con la heterogeneidad del hábitat, un

resultado que se ve potenciado por la reintroducción de las tortugas, tanto en Galápagos [aves: (Geladi *et al.*, 2021); invertebrados: (Desender *et al.*, 1999)], como en otros lugares [aves: (Roth, 1976); invertebrados: (Prather *et al.*, 2013)].

Los ecosistemas insulares se encuentran entre los más afectados por los seres humanos. De hecho, la explotación humana en las islas ha destruido en gran medida las poblaciones de herbívoros nativos de gran tamaño, los que probablemente tenían grandes efectos en la estructura y función de los ecosistemas insulares. Dado que muchas especies de megaherbívoros que alguna vez habitaron las islas han sido llevadas a la extinción, incluidas las tortugas gigantes en gran parte del mundo (Falcón & Hansen, 2018), el proceso es irreversible, excepto en el caso de usar especies "análogas" para reemplazar los servicios ecológicos de las especies extintas, como lo reportado en el segundo artículo que es parte de este estudio (Tapia *et al.*, 2021a).

En síntesis, esta tesis proporciona evidencia sólida de que el restablecimiento de la población de un megaherbívoro en una isla puede alterar una comunidad de plantas y generar efectos en cascada en otros componentes de la biodiversidad dentro de ella. Sugiere también que el "rewilding" trófico para la restauración de los ecosistemas insulares, representa una justificación válida para la reintroducción de tortugas, iguanas y otras especies de megareptiles similares.

Dado el incremento en escala y ambición de los proyectos de restauración ecológica que involucran a herbívoros de gran tamaño en islas, muchos de los cuales se basan en la restauración de los servicios ecosistémicos que estos herbívoros podrían haber proporcionado en el pasado, se necesita más estudios de este tipo que examinen otros herbívoros en otras islas en el contexto de una amplia gama de servicios ecosistémicos.



Capítulo 5

Conclusiones/ Conclusions



4. Conclusiones

1. Éxito de la introducción de especies sustitutas: la introducción de tortugas gigantes de la isla Española en la isla Santa Fe como análogo ecológico de la especie original, ha sido un éxito sorprendente, debido a que, entre otros aspectos, las tortugas introducidas mostraron tasas de supervivencia y crecimiento comparables a las observadas en su área nativa. Este resultado es alentador para futuros esfuerzos de restauración de ecosistemas utilizando especies sustitutas.
2. Perspectivas de reproducción: el crecimiento somático rápido de las tortugas jóvenes indica que la reproducción en Santa Fe probablemente sea inminente. El abundante suelo propicio para anidar en la isla sugiere que no habrá competencia con las iguanas terrestres, por áreas para anidar.
3. Impacto en la vegetación y la fauna de la isla: los resultados muestran que la presencia de las tortugas gigantes introducidas ha comenzado a tener un impacto positivo en la vegetación, especialmente en las poblaciones de cactus endémicos. Un ejemplo claro es la dispersión de semillas, debido a que las tortugas, al consumir los frutos, ayudan al proceso de dispersión de las semillas. De hecho, aunque las interacciones entre las tortugas, iguanas y la vegetación aún deben ser estudiadas a lo largo del tiempo y durante eventos climáticos como El Niño/La Niña, hasta ahora no se ha observado ningún impacto negativo sobre la población de iguanas.
4. Monitoreo como herramienta preventiva: el estudio realizado en la isla Santa Fe, además de proporcionar valiosos conocimientos sobre el uso de especies sustitutas para restaurar ecosistemas, pone en valor la importancia de mantener un programa de monitoreo continuo, para evaluar los resultados a largo plazo y minimizar los riesgos ecológicos asociados con este tipo de intervenciones de conservación.

5. Impacto de las iguanas terrestres en la estructura de las comunidades vegetales: el estudio proporcionó evidencia sólida de que las iguanas terrestres ejercen un impacto significativo en la estructura de las comunidades vegetales terrestres, pues su presencia se asocia con una menor cobertura de plantas leñosas y una mayor área ocupada por pastos estacionales. Reveló, además, que las iguanas afectan negativamente la abundancia y distribución espacial de los cactus. Lo cual confirma su rol como especies ingenieras de los ecosistemas áridos.
6. Efecto cascada en la comunidad biótica de las islas: se demostró que las iguanas terrestres pueden tener un efecto cascada en la comunidad biótica de las islas oceánicas pequeñas. Debido a que su influencia en la estructura y composición de la comunidad puede afectar positiva o negativamente a otras especies de vertebrados terrestres, incluyendo a los mamíferos marinos. Ese es el caso de los lobos marinos que se benefician de la reducción de la cobertura de plantas leñosas facilitada por las iguanas, al disponer más áreas de descanso, y los lobos marinos, a su vez, con sus deposiciones pueden afectar la química del suelo, y esto, a su vez, a otras especies vegetales.
7. Limitaciones del estudio y perspectivas futuras: el diseño pseudo-replicado del estudio, en las islas Plaza con una sola isla de cada tipo de tratamiento, podría ser un factor que limita la fuerza de las inferencias realizadas y como tal la generalización de los resultados a otras islas o archipiélagos. Es por esto que se sugiere realizar investigaciones adicionales para explorar más en profundidad, cómo los cambios en las comunidades vegetales inducidos por las iguanas terrestres pueden afectar a la comunidad biótica en general.
8. Efectos sobre el ecosistema de la reintroducción de megaherbívoros: se demostró que la reintroducción de tortugas gigantes a la Isla Española, aunque aún no ha llegado a los niveles históricos de distribución y abundancia, ha tenido un impacto significativo en la estructura de las comunidades de plantas terrestres, lo que implica que gracias al rol de las

tortugas como ingenieras del ecosistema, se está reestableciendo la integridad ecológica y resiliencia de la isla, lo cual es de suma importancia en tiempos de cambio climático y calentamiento global.

9. Interacción de doble vía entre las poblaciones de *Opuntia* y los reptiles herbívoros: aunque es conocida la importancia del cactus como recurso vital para la fauna de vertebrados en Galápagos, incluyendo a las tortugas gigantes e iguanas terrestres, el estudio permitió develar la otra cara de la moneda, es decir, el rol esencial que tienen estos dos reptiles megaherbívoros en la dinámica de las poblaciones de cactus. Se demostró que la dispersión de semillas realizada, especialmente por las tortugas, contribuye a estimular la reproducción sexual, mientras que la herbivoría intensiva sobre los cladodios, impide o limita fuertemente la reproducción asexual.

10. “Rewilding” para reestablecer la capacidad de los ecosistemas de generar servicios: finalmente, quedó evidenciado que tanto la reintroducción de una especie, como la introducción de análogos ecológicos similares a la especie extinta, para reestablecer en los ecosistemas insulares tipo sabana el papel funcional de los megaherbívoros, constituye una herramienta indispensable para garantizar el éxito en el proceso de restauración ecológica de islas completas, debido a que los megaherbívoros con sus actividades y movimientos tienen un impacto positivo en la estructura de las comunidades vegetales y la biodiversidad en general.



Conclusions

1. Successful introduction of substitute species: The introduction of giant tortoises from Española Island to Santa Fe Island as an ecological analogue of the original species has been surprisingly successful, because among other things, the introduced tortoises showed survival and growth rates comparable to those observed in their native area. This result is encouraging for future ecosystem restoration efforts using surrogate species.
2. Reproduction perspectives: The rapid somatic growth of young tortoises indicates that reproduction is probably imminent. The abundant nesting soil on Santa Fe Island suggests that there will be no competition with land iguanas for nesting areas.
3. Impact on the vegetation and fauna of the island: The results show that the presence of the introduced giant tortoises has begun to have a positive impact on the vegetation, especially on endemic cacti populations. A clear example is seed dispersal, because the tortoises, when consuming the fruits, help the process of seed dispersal. In fact, although the interactions between tortoises, iguanas and vegetation have yet to be studied over time and during climatic events such as El Niño/La Niña, no negative impact on the iguana population has been observed so far.
4. Monitoring as a preventive tool: The study carried out on Santa Fe Island, in addition to providing valuable knowledge on the use of substitute species to restore ecosystems, highlights the importance of maintaining a continuous monitoring program to evaluate long-term results, and minimize the ecological risks associated with these types of conservation interventions.
5. Impact of land iguanas on the structure of plant communities: The study provided strong evidence that land iguanas have a significant impact on the structure of terrestrial plant communities, as their presence is associated with reduced woody plant cover and increased greater area occupied by seasonal

grasses, also revealed that iguanas negatively affect the abundance and spatial distribution of cacti. Which confirms their role as engineering species of arid ecosystems.

6. Cascade effect on the biotic community of islands: It was shown that land iguanas can have a cascade effect on the biotic community of small oceanic islands, as their influence on the structure and composition of the community can positively or negatively affect other terrestrial vertebrates species, including marine mammals, as is the case of sea lions that benefit from the reduction of woody plant cover provided by iguanas, by having more rest areas. Plus, with their feces, sea lions can affect soil chemistry, and this in turn affects other plant species.
7. Limitations of the study and future perspectives: The pseudo-replicated design of the study in the Plaza islands, with only one island of each type of treatment, could be a factor that limits the strength of the inferences made and, as such, the generalization of the results to other islands or archipelagos. This is why, additional research is suggested to further explore how changes in plant communities induced by land iguanas can affect the biotic community in general.
8. Effects on the ecosystem of the reintroduction of megaherbivores: It was shown that the reintroduction of giant tortoises to Española Island, although not yet reaching historical levels of distribution and abundance, has had a significant impact on the structure of terrestrial plant communities. This implies that thanks to the role of the tortoises as engineers of the ecosystem, the ecological integrity and resilience of the island is being re-established, which is of the utmost importance in times of climate change and global warming.
9. Two-way interaction between the populations of *Opuntia* and herbivorous reptiles: Although the importance of the cactus as a vital resource for the vertebrate fauna in Galapagos, including giant tortoises and land iguanas, is

well known, the study revealed the other side of the coin, that is to say, the essential role that these two megaherbivores have in the dynamics of cacti populations, it was shown that the seeds dispersals carried out, especially by tortoises, contributes to stimulate sexual reproduction, while the intensive herbivory on cladodes, prevents or strongly limits asexual reproduction.

10. Rewilding to reestablish the capacity of ecosystems to generate services: Finally, it was evidenced that both the reintroduction and the introduction of ecological analogues, similar to the extinct species, to reestablish the functional role of megaherbivores in savannah-type island ecosystems, constitutes an essential tool to guarantee success in the process of ecological restoration of entire islands, since megaherbivores with their activities and movements have a positive impact on the structure of plant communities and biodiversity in general.



Bibliografía



5. Bibliografía

- Allen, B. L., Allen, L. R., Andrén, H., Ballard, G., Boitani, L., Engeman, R. M., Fleming, P. J. S., Ford, A. T., Haswell, P. M., Kowalczyk, R., Linnell, J. D. C., Mech, L. D., & Parker, D. M. (2017). Large carnivore science: non-experimental studies are useful, but experiments are better. *Food Webs*, 13, 49–50.
- Amelung, F., Jónsson, S., Zebker, H., Segall, P., & Amelung, F. (2000). Widespread uplift and 'trapdoor' faulting on Galápagos volcanoes observed with radar interferometry. *Letters to Nature*, 407, 993–996.
- Arbogast, B. S., Drovetski, S. V., Curry, R. L., Boag, P. T., Seutin, G., Grant, P. R., Grant, B. R., & Anderson, D. J. (2006). The origin and diversification of Galapagos mockingbird. *Evolution*, 60(2), 370–382.
- Archer, S. (1995). Herbivore mediation of grass-woody plant interactions. *Tropical Grasslands*, 29, 218–235.
- Arendt, M. D., Segars, A. L., Byrd, J. I., Boynton, J., Schwenter, J. A., Whitaker, J. D., & Parker, L. (2012). Migration, distribution, and diving behavior of adult male loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) following dispersal from a major breeding aggregation in the Western North Atlantic. *Marine Biology*, 159(1), 113–125.
- Atwood, T. B., Valentine, S. A., Hammill, E., McCauley, D. J., Madin, E. M. P., Beard, K. H., & Pearse, W. D. (2020). Herbivores at the highest risk of extinction among mammals, birds, and reptiles. *Science Advances*, 6(32), eabb8458. 1-10.

- Balzan, M. V., Potschin, M., & Haines-Young, R. (2016). Place-based Assessment of Small Islands' Ecosystem Services. *Routledge Handbook of Ecosystem Services*, 140, 138–141.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51–57.
- Bastille-Rousseau, G., Gibbs, J. P., Campbell, K., Yackulic, C. B., & Blake, S. (2017). Ecosystem implications of conserving endemic versus eradicating introduced large herbivores in the Galapagos Archipelago. *Biological Conservation*, 209, 1-10.
- Bastille-Rousseau, G., Yackulic, C. B., Gibbs, J. P., Frair, J. L., Cabrera, F., & Blake, S. (2019). Migration triggers in a large herbivore: Galápagos giant tortoises navigating resource gradients on volcanoes. *Ecology*, 100(6), 1–11.
- Beatty, C., Cox, N. A., & Kuzee, M. E. (2018). Biodiversity guidelines for forest landscape restoration opportunities assessments. In *Biodiversity guidelines for forest landscape restoration opportunities assessments* (First edition). IUCN, Gland, Switzerland. 43 pp.
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, 12(2), 20150623.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Magnago, L. F. S., Rocha, M. F., Lima, R. A. F., Peres, C. A., Ovaskainen, O., & Jordano, P. (2015). Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances*, 1(11), e1501105.
- Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L., & Valeri, G. (2001). Biogeographic relationships of the

Galapagos terrestrial biota: parsimony analyses of endemism based on reptiles, land birds and *Scalesia* land plants. *Journal of Biogeography*, 28, 495–510.

Bitetti, M. S. (2008). Depredadores tope y cascadas tróficas en ambientes terrestres. *Ciencia Hoy*, 18(108), 32–41.

Black, J. (1984). The path of Conservation. In *Galápagos* (Vol. 53, Issue 9, pp. 265–268). UICN, Morges (Suiza).

Blake, S., Radolfzell, T., Yackulic, C. B., Deem, S., & Ellis-Soto, D. (2021). Chapter 13. Movement ecology. In J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*. Elsevier, Academic Press. (pp. 261–279).

Blake, S., Wikelski, M., Cabrera, F., Guézou, A., Silva, M., Sadeghayobi, E., Yackulic, C. B., & Jaramillo, P. (2012). Seed dispersal by Galápagos tortoises. *Journal of Biogeography*, 39(11), 1961–1972.

Briggs, J. C. (2017). Emergence of a sixth mass extinction? *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(2), 243–248.

Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Ng, P. L. (2003). Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, 424(6947), 420–423.

Browning, D. M., & Archer, S. R. (2011). Protection from livestock fails to deter shrub proliferation in a desert landscape with a history of heavy grazing. *Ecological Applications*, 21(5), 1629–1642.

Bungartz, F., Yáñez, A., Nugra, F., & Ziemmeck, F. (2013). *Guía rápida de líquenes de las Islas Galápagos*. Fundación Charles Darwin.

- Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Talley, T. S., Hastings, A., Lambrinos, J. G., Crooks, J. A., & Wilson, W. G. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(9), 493–500.
- Campbell, K. J., Carrión, V., & Sevilla, C. (2013). Incrementando la escala de erradicaciones exitosas de roedores invasores en las islas Galápagos. *Galapagos Report 2011-2012*, 194–198.
- Camperio, G., Benitez-Capistros, F., Dahdouh-Guebas, F., & Koedam, N. (2016). Galapagos giant tortoises and farmers: Coexistence or conflict? *2nd International Conference on Island Evolution, Ecology and Conservation*, 52.
- Cano, C. (2018). Dieta y uso de hábitat de la tortuga gigante (*Chelonoidis hoodensis* (Van Denburgh, 1907)) y la iguana terrestre (*Conolophus pallidus*) en la isla Santa Fe, Galápagos, Ecuador. Tesis de *Magister Scientiae en Conservación y Manejo de Vida Silvestre*. Universidad Nacional de Costa Rica. 1-128 pp.
- Carrión, V., Donlan, C. J., Campbell, K. J., Lavoie, C., & Cruz, F. (2011). Archipelago-wide Island restoration in the Galápagos Islands: Reducing costs of invasive mammal eradication programs and reinvasion risk. *PLoS ONE*, 6(5), e18835.
- Carrión, V., Sevilla, C., & Tapia, W. (2008). Management of introduced animals in Galapagos. *Galapagos Research*, 65, 46–48.
- Castañeda-Rico, S., Johnson, S. A., Clement, S. A., Dowler, R. C., Maldonado, J. E., & Edwards, C. W. (2019). Insights into the evolutionary and demographic history of the extant endemic rodents of the Galápagos Islands. *Therya*, 10(3), 213–228.

- Cayot, L. J. (2008). The restoration of giant tortoise and land iguana populations in Galapagos. *Galapagos Research*, 65, 39–43.
- Cayot, L. J. (2021). Española Island: From Near Extinction to Recovery. In J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 435–450. Elsevier, Academic Press.
- Cayot, L. J., Gibbs, J. P., & Tapia, W. (2011). Restoring Tortoise Populations in Galapagos: Two Contrasting Case Studies from Española and Pinta Islands. In The Desert Tortoise Council (Ed.), 36th Annual meeting symposium (p. 9).
- Cayot, L. J., & Tapia, W. (2009). Reign of the Giant Tortoises. Repopulating Ancestral Islands. In T. De Roy (Ed.), *Galapagos Preserving Darwin's Legacy* (1st ed., pp. 198–205). David Bateman Ltd. New Zealand.
- Cayot, L. J., & Tapia, W. (2015). The Giant Tortoises Restoration Initiative, Repopulating Ancestral Islands. In T. De Roy (Ed.), *Galapagos Preserving Darwin's legacy* (Issue June). Bloomsbury Natural History. USA.
- Cayot, L., & Oftedal, O. T. (1995). The Importance of Nutrition in Rearing Programs for Galapagos Land Iguanas. *Desert Tortoise Council Proceedings*, 51–53.
- Ceballos, G., Ehrlich, A. H., & Ehrlich, P. R. (2015). *The annihilation of nature: human extinction of birds and mammals*. P. Hopkins (ed.). JHU Press.
- Charney, N. D. (2021). Galapagos tortoises in a changing climate. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 317–330. Academic Press.

- Charney, N. D., Bastille-Rousseau, G., Yackulic, C. B., Blake, S., & Gibbs, J. P. (2021). A greener future for the Galapagos: forecasting ecosystem productivity by finding climate analogs in time. *Ecosphere*, 12(10), e03753.
- Chen, D., Zheng, S., Shan, Y., Taube, F., & Bai, Y. (2013). Vertebrate herbivore-induced changes in plants and soils: linkages to ecosystem functioning in a semi-arid steppe. *Functional Ecology*, 27, 273–281.
- Christian, K., Tracy, C. R., & Porter, W. P. (1983). Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology*, 64(3), 463–468.
- Christianen, M. J. A., Smulders, F. O. H., Vonk, J. A., Becking, L. E., Bouma, T. J., Engel, S. M., James, R. K., Nava, M. I., de Smit, J. C., van der Zee, J. P., Palsbøll, P. J., & Bakker, E. S. (2022). Seagrass ecosystem multifunctionality under the rise of a flagship marine megaherbivore. *Global Change Biology*, 29(1), 215-230.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1981). Effects of Seed Dispersal by Animals on the Regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia*, 49, 73–75.
- Collins, A., & Bush, M. B. (2010). An analysis of modern pollen representation and climatic conditions on the Galápagos Islands. *The Holocene*, 21(2), 237–250.
- Conrad, C., & Gibbs, J. P. (2021). The era of exploitation: 1535-1959. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 63–79. Academic Press.
- Costantini, D., Dell’Omo, G., Casagrande, S., Fabiani, A., Carosi, M., Bertacche, V., Márquez, C., Snell, H. M., Snell, H. L., Tapia, W., & Gentile, G. (2005). Inter-population variation of carotenoids in Galápagos land iguanas

(*Conolophus subcristatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology*, 142(2), 239–244.

Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253–260.

Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I., & Tylianakis, J. M. (2016). Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters*, 19(7), 762–770.

Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97(2), 640–663.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. John Murray, London. 463.

Debinski, D. M., & Holt, R. D. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14(2), 342–355.

Desender, K., Eryvynck, A., & Tack, G. (1999). Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology* 129 (1), 139–155.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345 (6195), 401–406.

Doherty, S., Saltré, F., Llewelyn, J., Strona, G., Williams, S. E., & Bradshaw, C. J. A. (2023). Estimating co-extinction threats in terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 29 (18), 5122–5138.

- Donlan, C. J., Berger, J., Bock, C. E., Bock, J. H., Burney, D. A., Estes, J. A., Foreman, D., Martin, P. S., Roemer, G. W., Smith, F. A., Soule, M. E., & Greene, H. W. (2006). Pleistocene Rewilding: An Optimistic Agenda for Twenty-First Century Conservation. *The American Naturalist*, 168(5), 660–681.
- DPNG. (2014). *Plan de Manejo de las Áreas Protegidas de Galápagos para el BUEN VIVIR*. Dirección del Parque Nacional Galápagos, Galápagos, Ecuador. 1-191.
- Ellis-Soto, D., Blake, S., Soutan, A., Guézou, A., Cabrera, F., & Lötters, S. (2017). Plant species dispersed by Galapagos tortoises surf the wave of habitat suitability under anthropogenic climate change. *PLoS ONE*, 12(7), 1–16.
- Escobar-Camacho, D., Rosero, P., Castrejón, M., Mena, C. F., & Cuesta, F. (2021). Oceanic islands and climate: using a multi-criteria model of drivers of change to select key conservation areas in Galapagos. *Regional Environmental Change*, 21(2), 47.
- Fabiani, A., Trucchi, E., Rosa, S., Márquez, C., Snell, H. L., Snell, H. M., Tapia, W., & Gentile, G. (2011). Conservation of Galápagos land iguanas: Genetic monitoring and predictions of a long-term program on the island of Santa Cruz. *Animal Conservation*, 14(4), 419–429.
- Falcón, W., & Hansen, D. M. (2018). Island rewilding with giant tortoises in an era of climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761), 20170442.
- Fariña, J., Salazar, S., Wallem, K., Witman, J., & Ellis, J. (2003). Nutrient exchanges between marine and terrestrial ecosystems: the case of the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaecki*. *Journal of Animal Ecology*, 72(5), 873–887.

Fernández-Mazuecos, M., Vargas, P., McCauley, R. A., Monjas, D., Otero, A., Chaves, J. A., Guevara Andino, J. E., & Rivas-Torres, G. (2020). The Radiation of Darwin's Giant Daisies in the Galápagos Islands. *Current Biology*, 30(24), 4989-4998.e7.

Fernández-Palacios, J. (2004). Introducción a las islas. In J. Fernández-Palacios & C. Morici (Eds.), *Ecología Insular / Island Ecology* (pp. 21–55).

Fernandez-Palacios, J. M., Kreft, H., Irl, S. D. H., Norder, S., Ah-Peng, C., Borges, P. A. V., Burns, K. C., ... Drake, D. R. (2021). Scientists' warning – The outstanding biodiversity of islands is in peril. *Global Ecology and Conservation*, 31, e01847. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847>.

Fornoni, J. (2011). Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25(2), 399–407.

Forryan, A., Naveira Garabato, A. C., Vic, C., Nurser, A. J. G., & Hearn, A. R. (2021). Galápagos upwelling driven by localized wind–front interactions. *Scientific Reports*, 11(1), 1–13.

Frazier, J. (2021). The Galapagos: Island home of giant tortoises. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos giant tortoises*: 3–21. Elsevier/Academic Press.

Fritts, T. H., Snell, H. L., Cayot, L. J., MacFarland, C., Earsom, S., Márquez, C., Llerenal, W., & Llerena, F. (2000). Progress and priorities in research for the conservation of reptiles. *Bulletin de l'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique*, 70, 39–45.

Garrido-Pérez, E. (2020). La Biogeografía de Islas: herramienta científica y tecnológica de lo microscópico a lo universal. *Investigación y Pensamiento Crítico*, 8(1), 84–92.

Galapagos Travel Center. (s.f.). Clima de las Islas Galápagos. Recuperado el 13 de diciembre de 2023, de <https://www.galapagosislands.com/info/weather.html>

Geist, D., Mcbirney, A. R., & Duncan, R. A. (1985). Geology of Santa Fe Island: the oldest Galápagos volcano. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 26, 203--212.

Geist, D., White, W. M., Albarede, F., Harpp, K., Reynolds, R., Blichert-Toft, J., & Kurz, M. D. (2002). Volcanic evolution in the Galápagos: The dissected shield of Volcan Ecuador. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 3(10), 1–32.

Geladi, I., Henry, P., Mauchamp, A., Couenberg, P., & Fessl, B. (2021). Conserving Galapagos landbirds in agricultural landscapes: forest patches of native trees needed to increase landbird diversity and abundance. *Biodiversity and Conservation*, 30(7), 2181–2206.

Gentile, G. (2020). *Conolophus pallidus*, Barrington Land Iguana. *The IUCN Red List of Threatened Species 2020*: E.T5239A3014028.

Gentile, G., Fabiani, A., Márquez, C., Snell, H. M., Snell, H. R., Tapia, W., & Sbordoni, V. (2009). An overlooked pink species of land iguana in the Galápagos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(2), 507–511.

Gentile, G., Márquez, C., Snell, H. L., Tapia, W., & Izurieta, A. (2016). Conservation of a new flagship species: The Galápagos pink land iguana (*Conolophus marthae* Gentile and Snell, 2009). In Agelici, F.M. (Ed.). *Problematic Wildlife: A Cross-Disciplinary Approach*: 315-336. Springer, New York.

- Gerzabek, M. H., Bajraktarevic, A., Keiblinger, K., Mentler, A., Rechberger, M., Tintner, J., Wriessnig, K., Gartner, M., Valenzuela, X., Troya, A., Couenberg, P. M., Jäger, H., Carrión, J. E., & Zehetner, F. (2019). Agriculture changes soil properties on the Galápagos Islands-two case studies. *Soil Research*, 57(3), 201–214.
- Gibbs, J. P., Cayot, L. J., & Tapia, W. (2021). Beyond rescue to full recovery. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 503–509. Academic Press.
- Gibbs, J. P., Hunter, E., Shoemaker, K., Tapia, W., & Cayot, L. J. (2014). Demographic outcomes and ecosystem implications of giant tortoise reintroduction to Española Island, Galapagos. *PLoS ONE*, 9(10), e110742.
- Gibbs, J. P., Márquez, C., & Sterling, E. J. (2008). The role of endangered species reintroduction in ecosystem restoration: Tortoise-cactus interactions on Española Island, Galápagos. *Restoration Ecology*, 16(1), 88–93.
- Gibbs, J. P., Sterling, E. J., & Zabala, F. J. (2010). Giant Tortoises as Ecological Engineers: A Long-term Quasi-experiment in the Galápagos Islands. *Biotropica*, 42(2), 208–214.
- Gillespie, T., O'Neill, K., Keppel, G., Pau, S., Price, J., & Jaffre, T. (2014). Prioritizing conservation of tropical dry forests. *Oryx*, 48(3), 337-344.
- Gosliner, T. (2009). Galápagos Islands, Biology. In Gillespie, R.G. & Claque, D. (Eds.). *Encyclopedia of Islands*: 357–367. University of California Press.
- Gradstein, S. R., & Weber, W. (1982). Bryogeography of the Galapagos Islands. *Hattori Botanical Lab*, 52, 127–152.

- Grant, B. R., & Grant, P. R. (1981). Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galápagos. *Oecologia*, 49(2), 179–187.
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (1987). The extraordinary El Niño event of 1982-83: effects on Darwin's Finches on Isla Genovesa, Galapagos. *Oikos*, 1, 55–66.
- Gregg, P. M., Zhan, Y., Amelung, F., Geist, D., Mothes, P., Koric, S., & Yunjun, Z. (2022). Forecasting mechanical failure and the 26 June 2018 eruption of Sierra Negra Volcano, Galápagos, Ecuador. *Science Advances*, 8(22): 1-9.
- Grehan, J. (2001). Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3), 267–287.
- Grehan, J. R. (2001). Islas Galápagos: Biogeografía, tectónica y evolución en un archipiélago oceánico. In Llorente-Bousquets, J. & Morrone, J.J. (Eds.). *Introducción a La Biogeografía En Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*:153–160. UNAM Libros, México.
- Grenier, C. (2007). *Conservación contra natura. Las Islas Galápagos*. Institut Français d'études Andines, Quito, Ecuador.
- Griffiths, C. J., Jones, C. G., Hansen, D. M., Puttoo, M., Tatayah, R. V., Müller, C. B., & Harris, S. (2010). The use of extant non-indigenous tortoises as a restoration tool to replace extinct ecosystem engineers. *Restoration Ecology*, 18(1), 1–7.
- Gutiérrez, B. L., Almeyda-Zambrano, A. M., Almeyda-Zambrano, S. L., Quispe-Gil, C. A., Bohlman, S., Arias, E. A., Mulder, G., Ols, C., Dirzo, R., DeLuycker, A. M., Lewis, K., & Broadbent, E. N. (2019). An island of wildlife in a human-dominated landscape: The last fragment of primary forest on

the Osa Peninsula's Golfo Dulce coastline, Costa Rica. *PLoS ONE*, 14(3), 1–19.

Hamann, O. (1977). Recovery of vegetation on Pinta and Santa Fe Islands. *Noticias de Galapagos*, 27, 19-20.

Hamann, O. (1979). Regeneration of vegetation on Santa Fe and Pinta islands, Galápagos, after the eradication of goats. *Biological Conservation*, 15(3), 215–235.

Hamann, O. (1985). The El Niño Influence on the Galapagos Vegetation. In El Niño in the Galapagos Islands (pp. 299–330) in Robinson, G. & del Pino, E. (eds) El Niño in the Galápagos Islands: the 1982–1983 Event. Charles Darwin Foundation, Quito.

Hamann, O. (1993a). On vegetation recovery, goats and giant tortoises on Pinta Island, Galápagos, Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 151(486), 138–151.

Hamann, O. (1993b). The vegetation of Isla Santiago - Past and Present. *Noticias de Galapagos*, 52, 6–11.

Hamann, O. (2001). Demographic studies of three indigenous stand-forming plant taxa (*Scalesia*, *Opuntia*, and *Bursera*) in the Galápagos Islands, Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 10, 223–250.

Hamann, O. (2004). Vegetation changes over three decades on Santa Fe Island, Galápagos, Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, 23(1), 143–152.

Hamann, O. (2011). Ecology, demography and conservation in the Galapagos Islands flora. In Bramwell, D. & Caujapé-Castells, J. (Eds.). *The Biology of Island Floras*: 385-424. Cambridge University Press.

- Hansen, D. M. (2010). On the use of taxon substitutes in rewilding projects on islands. *Islands and Evolution*, 19, 111–146.
- Hansen, D. M., Kaiser, C. N., Muller, C. B., & Müller, C. V. (2008). Seed Dispersal and Establishment of Endangered Plants on Oceanic Islands: The Janzen-Connell Model, and the Use of Ecological Analogues. *PLoS ONE*, 3(5), e2111.
- Harper, G. A., Zabala, J., & Carrión, V. (2011). Monitoring of a population of Galápagos land iguanas (*Conolophus subcristatus*) during a rat eradication using brodifacoum. In Veitch, C.R., Clout, M.N. & Towns, D.R. *Island Invasives: Eradication and Management*: 309-312. UICN, Gland, Switzerland.
- Heads, M., & Grehan, J. R. (2021). The Galápagos Islands: biogeographic patterns and geology. *Biological Reviews*, 96(4), 1160–1185.
- Heinen, J., van Loon, E., Hansen, D. M., & Kissling, D. (2018). Extinction-driven changes in frugivore communities on oceanic islands. *Ecography*, 41(8), 1245–1255.
- Heleno, R., Blake, S., Jaramillo, P., Traveset, A., Vargas, P., & Nogales, M. (2011). Frugivory and seed dispersal in the Galápagos: what is the state of the art? *Integrative Zoology*, 6(2), 110–129.
- Holmes, N. D., Spatz, D. R., Oppel, S., Tershy, B., Croll, D. A., Keitt, B., Genovesi, P., Burfield, I. J., Will, D. J., Bond, A. L., Wegmann, A., Aguirre-Muñoz, A., Raine, A. F., Knapp, C. R., Hung, C. H., Wingate, D., Hagen, E., Méndez-Sánchez, F., Rocamora, G., Butchart, S. H. (2019). Globally important islands where eradicating invasive mammals will benefit highly threatened vertebrates. *PLoS ONE*, 14(3), 1–17, e0212128.

- Holmgren, M. (2002). Exotic herbivores as drivers of plant invasion and switch to ecosystem alternative states. *Biological Invasions*, 103(4), 25–33.
- Holmgren, M., & Scheffer, M. (2001). El Niño as a Window of Opportunity for the Restoration of Degraded Arid Ecosystems. *Ecosystems*, 4(2), 151–159.
- Hunter, E. A., Blake, S., Cayot, L. J., & Gibbs, J. P. (2021). Role in ecosystems. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.). *Galapagos Giant Tortoises*: 299–315. Academic Press.
- Hunter, E. A., & Gibbs, J. P. (2014). Densities of ecological replacement herbivores required to restore plant communities: A case study of giant tortoises on Pinta Island, Galápagos. *Restoration Ecology*, 22(2), 248–256.
- Hunter, E. A., Gibbs, J. P., Cayot, L. J., & Tapia, W. (2013). Equivalency of Galápagos Giant Tortoises used as ecological replacement species to restore ecosystem functions. *Conservation Biology*, 27(4), 701–709.
- Itow, S. (1995). Phytogeography and Ecology of *Scalesia* (Compositae) Endemic to the Galapagos Islands. *Pacific Science*, 49(1), 17–30.
- Itow, S. (1997). List of Plant Specimens collected in the Galapagos Islands, Ecuador. *Natural Science*, 38(1), 53–144.
- IUCN/SSC. (2013). *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. IUCN. (Issue 1).
- IUCN. (2013). *Guidelines for reintroductions and other conservation translocations*. Gland Switz Camb UK IUCNSSC Re-Introduct Spec Group, 57.

IUCN. (2023). *IUCN World Commission on Protected Areas annual report* (Issue 1). IUCN World Commission on Protected Areas (WCPA).

Izurieta, A., Delgado, B., Moity, N., Calvopiña, M., Cedeño, I., Banda-Cruz, G., Cruz, E., Aguas, M., Arroba, F., Astudillo, I., Bazurto, D., Soria, M., Banks, S., Bayas, S., Belli, S., Bermúdez, R., Boelling, N., Bolaños, J., Borbor, M., Sutherland, W. J. (2018). Corrigendum: A collaboratively derived environmental research agenda for Galápagos. *Pacific Conservation Biology*, 24(2), 207-207.

Jaramillo, P., Shepherd, J. D., & Heleno, R. (2021). *Guía de Semillas y Propágulos de Galápagos*. Fundación Charles Darwin, Galápagos, Ecuador. 91.

Jiménez-Uzcátegui, G., & Wiedenfeld, D. (2002). Aves marinas. In E. Danulat & G. Edgar (Eds.). *Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad*: 343–372. Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos.

Keenleyside, K., Dudley, N., Cairns, S., Hall, C., Valentine, P., & De, E. (2014). *Restauración Ecológica para Áreas Protegidas* (Issue 18). UICN.

Koh, L. P., Dunn, R. R., Sodhi, N. S., Colwell, R. K., Proctor, H. C., & Smith, V. S. (2004). Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, 305(5690), 1632–1634.

Ladle, R. J., & Malhado, A. C. (2018). Responding to biodiversity loss. 1st Edition. In *Nature, rate, and direction of change* (pp. 825–839).

Leclerc, C., Magneville, C., & Bellard, C. (2021). Conservation hotspots of insular endemic mammalian diversity at risk of extinction across a multidimensional approach. *Diversity and Distributions*, 28, 2754-2764.

- Lomolino, M. (2000). A call for a new paradigm of island biogeography. *Island Conservation*, 9 (1), 1-6.
- Loope, L., Hamann, O., & Stone, C. (1988). Biology Conservation Comparative of Hawaii and the Galápagos. *BioScience*, 38 (4), 272–282.
- Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J. C., & Terborgh, J. W. (2016). Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (4), 838–846.
- Márquez, C., Edgar, M., Gentile, G., Tapia, W., Zabala, J., Naranjo, S., & Llerena, A. (2010). Estado poblacional de las iguanas terrestres marthae: Squamata, Iguanidae), Islas Galápagos. *Boletín Técnico, Serie Zoológica*, 9 (6), 19–37.
- Márquez, C., Wiedenfeld, D., Naranjo, S., & Llerena, W. (2008). The 1997-8: El Niño and the Galápagos tortoises *Geochelone vandenburghi* alcedo volcano, Galapagos. *Galapagos Research*, 65, 7-10.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., & Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science*, 347 (6219), 1255641.
- Medel, R., Aizen, M., & Zamora, R. (2009). *Ecología y Evolución de Interacciones Planta Animal* (R. Medel, M. Aizen, & R. Zamora (eds.); Primera Ed). Editorial Universitaria. 401.
- Mena, C. F., Paltán, H. A., Benítez, F. L., Sampedro, C., & Valverde, M. (2020). Threats of Climate Change in Small Oceanic Islands: The Case of Climate and Agriculture in the Galapagos Islands, Ecuador. In S. J. Walsh, D. Riveros-Iregui, J. Arce-Nazario, & P. H. Page (eds.). *Land Cover and Land*

Use Change on Islands: Social & Ecological Threats to Sustainability: 119–135. Springer International Publishing.

Merlin, M. D., & Juvik, J. O. (1992). Relationships among native and alien plants on Pacific islands with and without significant human disturbance and feral ungulates. In Stone, C.P., Smith, C.W. & Tunison, J.T. (Eds.) *Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawaii: Management and Research*: 597–624. University of Hawaii, Honolulu.

Moorhouse-, R. J., Vaughan, I. P., Cole, N. C., Goder, M., Tatayah, V., Jones, C. G., Mike, D., Young, R. P., Bruford, M. W., Rivers, M. C., Hipperson, H., Russo, R. M., Stanton, D. W. G., & Symondson, W. O. C. (2022). Impacts of herbivory by ecological replacements on an island ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 59 (9), 2245–2261.

Mueller-Dombois, D. (1973). Some aspects of island ecosystems analysis. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 53(9), 1689–1699.

Mulder, C. P. H., & Keall, S. N. (2001). Burrowing seabirds and reptiles: Impacts on seeds, seedlings and soils in an island forest in New Zealand. *Oecologia*, 127(3), 350–360.

Myers, J., Simberloff, D., Kuris, A., & Carey, J. (2000). Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(8), 316–320.

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G., & Kent, J. (2000b). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858.

Naumann, T., & Geist, D. (2000). Physical volcanology and structural development of Cerro Azul Volcano, Isabela Island, Galápagos:

implications for the development of Galápagos-type shield volcanoes. *Bulletin of Volcanology*, 61(8), 497–514.

O'Hara, C. C. (2022). *Cataloguing and mapping cumulative human impacts on marine biological and functional diversity to inform conservation management*. Doctoral dissertation. University of California, Santa Bárbara. 151 pp.

Paltán, H. A., Benítez, F. L., Rosero, P., Escobar-Camacho, D., Cuesta, F., & Mena, C. F. (2021). Climate and sea surface trends in the Galapagos Islands. *Scientific Reports*, 11(1), 1–13.

Parent, C. E. (2008). Review. Colonization and diversification of Galápagos terrestrial fauna: A phylogenetic and biogeographical synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1508), 3347–3361.

Parent, C. E., Caccione, A., & Petren, K. (2008). Colonization and diversification of Galapagos terrestrial fauna: a phylogenetic and biogeographical synthesis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 363(1508), 3347–3361.

Peck, S. B., & Kukulová-Peck, J. (1990). Origin and biogeography of the beetles (Coleoptera) of the Galápagos Archipelago, Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*, 68(8), 1617–1638.

Perello, S. Z. (2021). *Persistence and trophic interactions of range-expanding tropical herbivores in southwestern Australia: implications for the functioning of temperate ecosystems*. Doctoral dissertation. UWA Oceans Institute. Faculty of Science. 176 pp.

Pérez-Mellado, V. (2016). Conservación de especies en islas. In *Actas de El Rumbo del Arca*. Congreso Técnico de Conservación de Fauna y Flora

Silvestres (pp. 51-62). Formentor, Mallorca: Conselleria de Medi Ambient del Govern de les Illes Balears.

Phillips, R. B. (2010). *Biogeography of alien vertebrates in the Galapagos Islands: patterns, processes, and conservation implications*. Doctoral dissertation. University of New Mexico. Biology ETDs. 119 pp.

Plotkin, M. (1988). The outlook for new agricultural and industrial products from the tropics. In *Biodiversity* (Vol. 243, Issue 4891, pp. 106–116).

Porter, D. M. (1976). Geography and dispersal of Galapagos Islands vascular plants. *Nature*, 264(5588), 745–746.

Poulakakis, N., Glaberman, S., Russello, M., Beheregaray, L. B., Ciofi, C., Powell, J. R., & Caccone, A. (2008). Historical DNA analysis reveals living descendants of an extinct species of Galápagos tortoise. *PNAS*, 105(40), 15464-15469.

Prather, C. M., Pelini, S. L., Laws, A., Rivest, E., Woltz, M., Bloch, C. P., Del Toro, I., Ho, C. K., Kominoski, J., Newbold, T. A. S., Parsons, S., & Joern, A. (2013). Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*, 88(2), 327–348.

Pringle, R. M., Abraham, J. O., Anderson, T. M., Coverdale, T. C., Davies, A. B., Dutton, C. L., Gaylard, A., Goheen, J. R., Holdo, R. M., Hutchinson, M. C., Kimuyu, D. M., Long, R. A., Subalusky, A. L., & Veldhuis, M. P. (2023). Impacts of large herbivores on terrestrial ecosystems. *Current Biology*, 33(11), R584–R610.

Reaser, J. K., Meyerson, L. a., Cronk, Q., De Poorter, M., Eldrege, L. G., Green, E., Kairo, M., Latasi, P., Mack, R. N., Mauremootoo, J., O'Dowd, D., Orapa, W., Sastroutomo, S., Saunders, A., Shine, C., Thrainsson, S., & Vaiutu, L.

(2007). Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation*, 34(02), 98.

Reyes-Benayas, J. M., Newton, A. C., Díaz, A., & Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. *Science*, 325(5944), 1121–1124.

Rhoades, D. F. (1985). Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *American Naturalist*, 125(2), 205–238.

Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I. H., Levi, T., Lindsey, P. A., Macdonald, D. W., Malhi, Y., Painter, L. E., Sandom, C. J., Terborgh, J., & Van Valkenburgh, B. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4), e1400103.

Rodríguez, A. S., Brooks, T. M., Butchart, S. H., Chanson, J., Cox, N., Hoffmann, M., & Stuart, S. N. (2014). Spatially explicit trends in the global conservation status of vertebrates. *PloS ONE*, 9(11), 1–17.

Roth, R. R. (1976). Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57(4), 773–782.

Rounsevell, M. D., Harfoot, M., Harrison, P. A., Newbold, T., Gregory, R. D., & Mace, G. M. (2020). A biodiversity target based on species extinctions. *Science*, 368(6496), 1193–1195.

Sadeghayobi, E., Blake, S., Wikelski, M., Gibbs, J. P., Mackie, R., & Cabrera, F. (2011). Digesta retention time in the Galápagos tortoise (*Chelonoidis nigra*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 160(4), 493–497.

- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774.
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. (2008). Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (supplement 1): 11490-11497.
- Schuster, R. O., & Grigarick, A. A. (1966). Tardigrada from the Galapagos and Cocos Islands. *Proc Calif Acad Sci*, 34, 315–328.
- Selles, B. (2019). *Evaluating the adaptation and ecological role of Galapagos giant tortoises released on Santa Fe Island*. Master Sc Thesis. Essex University, UK.
- Shadish, W., Cook, T., & Campbell, T. (2002). Experiments and generalized causal inference. In Cook, T.D., Campbell, D.T. & Shadish, W. *Experimental and quasi-experimental designs for generalized causal inference*, 2nd edition: 1-81. Cengage Learning.
- Simberloff, D. (2000). Extinction-proneness of island species – Causes and management implications. *Raffles Bulletin of Zoology*, 48(1), 1–9.
- Simkin, T. (1984). Geology of Galapagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21(1–2), 61–75.
- Singh, H. V., Faulkner, B. R., Keeley, A. A., Freudenthal, J., & Forshay, K. J. (2018). Floodplain restoration increases hyporheic flow in the Yakima River Watershed, Washington. *Ecological Engineering*, 116, 110–120.

- Snell, H. L. (1984). *Evolutionary Ecology of Galapagos land iguanas (Iguanidae: Conolophus)* (H. L. Snell (ed.)). Colorado State University. 153 pp.
- Snell, H. L., & Christian, K. A. (1985). Energetics of Galapagos Land Iguanas: A Comparison of Two Island Populations. *Herpetologica*, 41(4), 437–442.
- Snell, H. L., Snell, H. M., & Tracy, C. R. (2008). Variation among populations of Galapagos land iguanas (*Conolophus*): contrasts of phylogeny and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 185–207.
- Snell, H., & Rea, S. (1999). The 1997–98 El Niño in Galápagos: can 34 years of data estimate 120 years of pattern? *Noticias de Galápagos*, 60(60), 11–20.
- Snell, H., Stone, P. A., & Snell, H. L. (1996). A summary of geographical characteristics of the Galapagos Islands. *Journal of Biogeography*, 23(5), 619–624.
- Snell, H., Towns, D., Greene, H., Gutzke, W., Fritts, T., Rice, W., Cifuentes, M., Cayot, L., Fritb, T., Rice, W., Cifuentes, M., & Cayot, L. J. (1988). *International workshop: The herpetology of the Galapagos Islands*. In Annual Report.
- Soler, M. A., Martínez, S., Medina, D., & Solé, R. (2001). El ocaso de las tortugas gigantes. *Animalia*, 130, 56–64.
- Soorae, P. S. ed. (2010). *Global Re-introduction Perspectives: Additional case-studies from around the globe* (P. S. Soorae (ed.)). IUCN/ SSC Re-introduction Specialist Group. 366 pp.
- Stoops, G. (2014). Soils and Paleosoils of the Galápagos Islands: What We Know and What We Don't Know, A Meta-Analysis. *Pacific Science*, 68(1), 1–17.

- Storch, D., Šímová, I., Smyčka, J., Bohdalková, E., Toszogyova, A., & Okie, J. G. (2022). Biodiversity dynamics in the Anthropocene: how human activities change equilibria of species richness. *Ecography*, 2022(4), 1–19.
- Sulloway, F. J. (2009). Tantalizing tortoises and the Darwin-Galápagos legend. *Journal of the History of Biology*, 42(1), 3–31.
- Sulloway, F. J. (2021). Darwin and the Galapagos giant tortoises. In Gibbs, J.P., L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.). *Galapagos Giant Tortoises*: 83–95. Academic Press.
- Tapia, W. (2004). *Reproducción y Crianza en Cautiverio*. Fundacyt, 40–43.
- Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2022). Galapagos land iguanas as ecosystem engineers. *PeerJ*, 10, 1–12.
- Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2023). Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. *Conservation Letters*, 16, e12968.
- Tapia, W., Goldspiel, H. B., & Gibbs, J. P. (2021a). Introduction of giant tortoises as a replacement “ecosystem engineer” to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos. *Restoration Ecology*, 30(1), 1–10.
- Tapia, W., Goldspiel, H. B., Sevilla, C., Málaga, J., & Gibbs, J. P. (2021b). Santa Fe Island: Return of tortoises via a replacement species. In J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 483–498. Academic Press.
- Tapia, W., Ospina, P., Quiroga, D., Montes, C., Araujo, E., Piu, M., Reck, G., & Santander, T. (2009). *Ciencia para la sostenibilidad en Galápagos*. Parque Nacional Galápagos. Universidad Andina Simón Bolívar, Universidad Autónoma de Madrid y Universidad San Francisco de Quito.

- Tapia, W., Sevilla, C., Málaga, J., & Gibbs, J. P. (2021c). Tortoise populations after 60 years of conservation. In J. P. Gibbs, L. J. Cayot, & W. Tapia (Eds.), *Galapagos Giant Tortoises*: 401–430. Academic Press.
- Thakur, M. P., Bakker, E. S., Veen, G. F. (Ciska.), & Harvey, J. A. (2020). Climate Extremes, Rewilding, and the Role of Microhabitats. *One Earth*, 2(6), 506–509.
- Thompson, D. M., Conroy, J. L., Collins, A., Hlohowskyj, S. R., Overpeck, J. T., Riedinger-Whitmore, M., Cole, J. E., Bush, M. B., Whitney, H., Corley, T. L., & Kannan, M. S. (2017). Tropical Pacific climate variability over the last 6000 years as recorded in Bainbridge Crater Lake, Galápagos. *Paleoceanography*, 32(8), 903–922.
- Toulkeridis, T., Tamayo, E., Simón-Baile, D., Merizalde-Mora, M. J., Reyes - Yunga, D. F., Viera-Torres, M., & Heredia, M. (2020). Climate change according to ecuadorian academics-perceptions versus facts. *La Granja*, 31(1), 21–49.
- Traveset, A., Nogales, M., Vargas, P., Rumeu, B., Olesen, J. M., Jaramillo, P., & Heleno, R. (2016). Galápagos land iguana (*Conolophus subcristatus*) as a seed disperser. *Integrative Zoology*, 11(3), 207–213.
- Triantis, K. A., & Bhagwat, S. A. (2011). Applied Island Biogeography. In Richard J. Ladle and Robert J. Whittaker (Ed.), *Conservation Biogeography*: 190–223. Blackwell Publishing.
- Trueman, M., & d'Ozouville, N. (2010). Characterizing the Galapagos terrestrial climate in the face of global climate change. *Galapagos Research*, 67, 26–37.

- Tye, A. (2006). Restoration of the vegetation of the Dry Zone in Galapagos. *Lyona*, 9(2), 29–50.
- Tye, A., & Francisco-Ortega, J. (2011). Origins and evolution of Galapagos endemic vascular plants. In Bramwell, D. & Caujapé-Castells, J. (Eds.). *The Biology of Island Floras*: 89–153. Cambridge University Press.
- Tye, A., Loose, A., Wiedenfeld, D., Key, G., Causton, C., Cruz, F., Carrión, V., Banks, S., Hearn, A., & Altamirano, M. (2005). News from Academy Bay. In *Galapagos Research*, 63, 3–7.
- Urquía, D., Pozo, G., Gutierrez, B., Rowntree, J. K., & Torres, M. L. (2020). Understanding the genetic diversity of the guayabillo (*Psidium galapageium*), an endemic plant of the Galapagos Islands. *Global Ecology and Conservation*, 24, e01350.
- Van Auken, O. (2000). Semiarid Grasslands. *Annual Review Ecological Systematic*, 31, 197–215.
- Van de Koppel, J., Rietkerk, M., & Weissing, F. (1997). Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 (9), 352–356.
- Vargas, P., Nogales, M., Jaramillo, P., Olesen, J. M., Traveset, A., & Heleno, R. (2014). Plant colonization across the Galápagos Islands: Success of the sea dispersal syndrome. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, 349–358.
- Vera-Chamochumbi, B. F. (2020). *Análisis de los factores del cambio climático*. Universidad Nacional Federico Villarreal. Tesis de maestría en Gestión Ambiental. 159 pp.

- Veron, S., Mouchet, M., Govaerts, R., Haevermans, T., & Pellens, R. (2019). Vulnerability to climate change of islands worldwide and its impact on the tree of life. *Scientific Reports*, 9(1), 1–14.
- Watkins, G. (2007). A paradigm shift. *Galapagos Research*, 30–36.
- Watson, J., Trueman, M., Tufet, M., Henderson, S., & Atkinson, R. (2010). Mapping terrestrial anthropogenic degradation on the inhabited islands of the Galapagos Archipelago. *Oryx*, 44(1), 79–82.
- Weltzin, J., Archer, S., & Heitschmidt, R. (1997). Small mammal regulation of vegetation structure in a temperate forest. *Restoration Ecology*, 78(3), 751–763.
- Whittaker, R. J. (1998). *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press. 383 pp.
- Whittaker, R. J., Triantis, K. A., & Ladle, R. J. (2008). A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35(6), 977–994.
- Wiggins, I. L., & Porter, D. M. (1971). *Flora of the Galapagos Islands*. Stanford University Press.
- Wilby, A., Shachak, M., & Boeken, B. (2001). Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos*, 92(3), 436–444.



Artículos originales



Artículo 1: Introducción de tortugas gigantes como "ingenieras del ecosistema" sustitutas para facilitar la restauración de la Isla Santa Fe, Galápagos

Referencia Bibliográfica

Tapia, W., Goldspiel, H. B., & Gibbs, J. P. (2021). Introduction of giant tortoises as a replacement "ecosystem engineer" to facilitate restoration of Santa Fe Island, Galapagos. *Restoration Ecology*, e13476. <https://doi.org/10.1111/rec.13476>

Doi: <https://doi.org/10.1111/rec.13476>

Abstract

Re-establishment of ecosystem engineers via introduction of replacement species is increasingly being proposed to facilitate ecosystem restoration of island ecosystems around the world, yet attendant challenges and risks remain largely unknown. We evaluate the first phase (2015–2020) of a program to restore a population of giant tortoises, ecosystem engineers of terrestrial ecosystems of the Galapagos Islands, to Santa Fe Island during which a total of 551 juvenile and 31 subadult tortoises of the non-native Española Island species (*Chelonoidis hoodensis*) were translocated. After 5 years, most (85%) of tortoises released remain alive, exhibiting robust vital rates comparable to those of conspecifics in their native range, having colonized 10% of the island via gradual dispersal from the point-of-release. Populations of an arboreal cactus (*Opuntia echios*)—a keystone species for many organisms on the island and intended beneficiary of tortoise restoration—and pallid land iguanas (*Conolophus pallidus*)—an endemic, herbivorous reptile considered potentially at risk from the introduction of tortoises, both increased coincident with the arrival of tortoises. Herbivore exclosure experiments revealed that the island's plant community manifested a response to the arrival of tortoises; however, significant engineering of the island's vegetation will require many decades. These results highlight the

first stage of what appears to be a successful conservation intervention that can serve as a “proof of concept” for introduction of ecological replacements to other islands in Galapagos, and potentially for other island ecosystems around the world.

Key words: *Chelonoidis*, *Conolophus pallidus*, cactus, *Opuntia echios*, Galapagos giant tortoise, land iguana, replacement species, rewilding, Santa Fe Island

Artículo 2: Las iguanas terrestres de Galápagos como ingenieras de los ecosistemas

Referencia Bibliográfica

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2022). Galapagos land iguanas as ecosystem engineers. PeerJ, 10, e12711. <http://doi.org/10.7717/peerj.12711>

Doi: <http://doi.org/10.7717/peerj.12711>

Abstract

Declines of large-bodied herbivorous reptiles are well documented, but the consequences for ecosystem function are not. Understanding how large-bodied herbivorous reptiles engineer ecosystems is relevant given the current interest in restoration of tropical islands where extinction rates are disproportionately high, and reptiles are prominent as herbivores. In this study, we measured the ecosystem-level outcomes of long-term quasi-experiment represented by two adjacent islands within the Galapagos Archipelago, one with and the other without Galapagos land iguanas (*Conolophus subcristatus*), large-bodied herbivores known to feed on many plant species. We characterized plant communities on each island by developing high-resolution (<1 cm²) aerial imagery and delineating extent of plant associations and counting individual plants on each. Results. In the presence of iguanas there was dramatically less woody plant cover, more area with seasonal grasses, and many fewer cacti. Cacti had a more clumped distribution where iguanas were absent than where iguanas were present. This study provided strong evidence that Galapagos land iguanas can substantially engineer the structure of terrestrial plant communities; therefore, restoration of large-bodied reptilian herbivores, such as land iguanas and giant tortoises, should be regarded as an important component of overall ecosystem restoration, especially for tropical islands from which they have been extirpated.

Artículo 3: La reintroducción de las tortugas gigantes como ingenieras del ecosistema moldea las comunidades de plantas a escalas local y de paisaje

Referencia Bibliográfica

Tapia, W., & Gibbs, J. P. (2023). Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. *Conservation Letters*, 00, e12968. <https://doi.org/10.1111/conl.12968>

Doi: <https://doi.org/10.1111/conl.12968>

Abstract

Trophic rewilding is increasingly being used to promote megafauna reintroductions to island ecosystems, yet ecosystem response to population restoration once megafauna reintroduction occurs remains understudied. In this study of a population of Galapagos giant tortoises reintroduced to an arid island, tortoise exclosures monitored over an 8-year-long period revealed that, in response to the presence of tortoises, herbaceous plant cover and numbers of regenerating woody plants decreased, whereas extent of grass cover increased. Vegetation mapping over a 15-year-long period across the island indicated a threshold density of 1–2 tortoises per hectare halted incursion of woody plants and triggered a shift in this savannah-type ecosystem toward more grasses. Restoration of this giant tortoise population has shaped plant communities at both local and landscape scales with cascading effects on many components of biodiversity on the island.

Keywords: cactus, *Chelonoidis hoodensis*, ecosystem engineer, Espanola Island, Galapagos, giant tortoise, plant community, restoration, trophic rewilding