

Delgado Castro, G. (2007). 4. Colonización y evolución de vertebrados canarios: reptiles, aves y mamíferos. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Reflexiones sobre una naturaleza en constante evolución*. pp. 103-127. Actas de la II Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. ISBN: 978-84-611-8957-1.

4. Colonización y evolución de vertebrados canarios: reptiles, aves y mamíferos

Guillermo Delgado Castro

*Museo de Ciencias Naturales, Organismo Autónomo de
Museos y Centros, Santa Cruz de Tenerife.*

Hay frases que son bastante conocidas en el mundillo de quienes seguimos intentando aprender un poco más de las aves de los ambientes insulares, y que llevan vigentes nada menos que tres décadas. Estas frases son obra del Dr. Juan José Bacallado Aránega, y vieron la luz en un interesante trabajo sobre la distribución y evolución de la avifauna canaria, incluido en el libro ‘Biogeography and Ecology in the Canary Islands’, que fue editado por G. Kunkel, y publicado en 1976 por DR. W. Junk. Estas frases son del tipo “Sucesivas inmigraciones, alejadas en el tiempo, han sido las responsables del poblamiento de aves en las islas, exceptuando las especies introducidas por el hombre” o bien que “El carácter de la avifauna canaria es sin duda eminentemente Paleártico con un mayor dominio de elementos procedentes de las zonas boscosas del centro y sur de Europa, frente a los típicamente mediterráneos...”. Ha llovido bastante desde que llegaron a mis oídos estas afirmaciones sobre la colonización de las islas por animales con alas y plumas, pero podemos decir que en líneas generales, siguen siendo válidas.

Sin embargo, también es verdad que a medida que se han ido incorporando nuevos investigadores que han utilizado novedosas técnicas de estudio (p.e., los análisis moleculares), se han ido desgranando los entresijos de ‘el cómo’, ‘el desde donde’, y ‘el cuándo’ se fueron produciendo estas incorporaciones en el contexto de estos ambientes insulares oceánicos que son las islas Canarias. Naturalmente se dispone de nueva información sobre los probables procesos evolutivos que han tenido

lugar y que aún hoy siguen operando. Por esto, resulta necesario destacar que el proceso de colonización de las islas Canarias por la fauna vertebrada no ha sido un camino sencillo, ni por supuesto una copia de lo que ocurrido en otros archipiélagos. En otras palabras, el proceso de colonización debe ser interpretado como el resultado de un compendio del azar y de la fortuna, dejando a un lado los múltiples fracasos que sin duda tuvieron lugar y que nunca tendremos posibilidad de documentar.

En este sentido, merece la pena destacar que no dejan de sorprendernos los notables avances que en el mundo de la paleontología canaria se producen con cierta frecuencia, con hallazgos de nuevas especies endémicas de vertebrados (principalmente aves) que en el pasado habitaron las islas y que terminaron extinguiéndose en fechas más o menos recientes. En las islas Canarias habitaron lagartos gigantes, ratas gigantes, tortugas, quizás serpientes, y aves terrestres con capacidad de vuelo muy limitada o incluso nula, es decir, todo un elenco de criaturas sorprendentes. Teniendo en cuenta que el subsuelo de Canarias no es un medio nada propicio para preservar restos fósiles, hoy podemos preguntarnos por ¿cuántas otras intentonas de colonización terminaron en fracasos? ¿Cuánto queda por descubrir? En otras palabras, es muy probable que los conocimientos que hoy poseemos representen sólo a una fracción de la fauna que habitó las islas en el pasado, y quizás esa información cambie en un futuro no muy lejano. Esto no sólo ha sucedido en Canarias; baste decir que en Hawai se han descrito 32 nuevas especies de aves no paseriformes en base a restos fósiles.

El desarrollo y aplicación de nuevas metodologías moleculares en investigación ha aportado una visión renovada sobre los orígenes reales de la fauna vertebrada que puebla las islas. Es evidente que los nuevos métodos en ocasiones se han limitado a confirmar los resultados obtenidos mediante los métodos morfológicos tradicionales, que suelen ser menos refinados. Pero en general, es posible adelantar que los avances más notorios han tenido como protagonistas aspectos más “íntimos” de las especies, que no se suelen detectar simplemente al ver, escuchar o medir. Por supuesto, también ahora es necesario destacar que todavía siguen quedando muchas lagunas por resolver sobre como tuvo lugar la colonización de las diferentes islas del archipiélago canario por la fauna vertebrada. A continuación mostraremos algunas de las ideas más recientes sobre este fenómeno.

Los lagartos

Comenzaremos por un grupo fascinante en el que en los últimos años se han producido avances muy espectaculares que casi no dejan resquicios para la duda. Se trata de los lacértidos, representado en Canarias por un total de ocho especies (en el que están incluidas, tanto las que en



El reciente hallazgo cerca a Valle Gran Rey de una población del lagarto gigante de La Gomera (*G. gomerana*) fue uno de los descubrimientos más espectaculares para la herpetofauna canaria. Foto J. Pether.



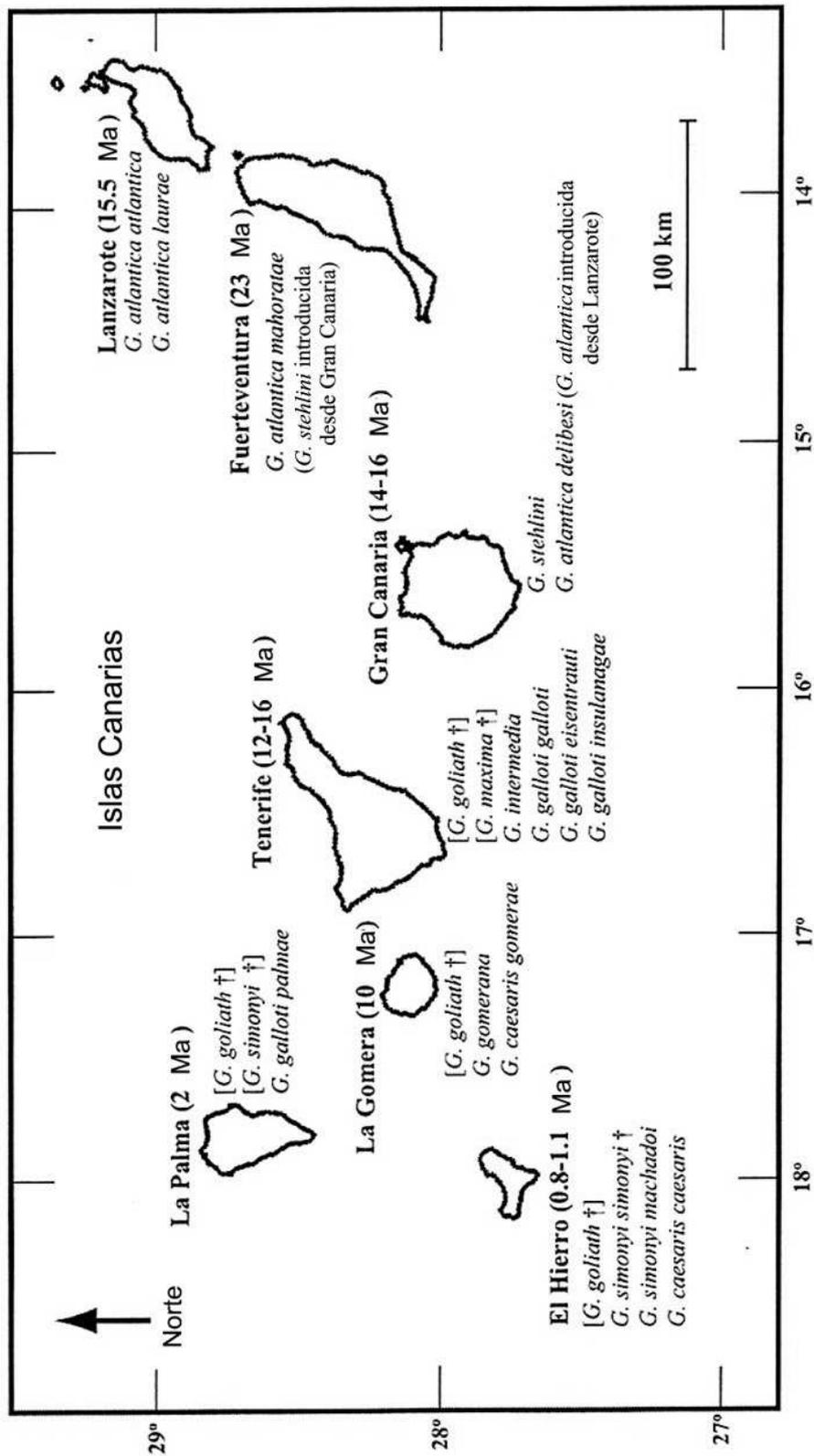
El lagarto moteado o lagarto gigante de Tenerife (*Gallotia intermedia*) concentra su mayor población en el sector acantilado del macizo de Teno, donde fue descubierto hace apenas una década. Foto G. Delgado.

la actualidad se aceptan como extintas, como las vivientes). Todas son endémicas de Canarias, y pertenecen al género *Gallotia*, que agrupa animales variables en tamaño, incluyendo pequeños, medianos y grandes.

En el mapa propuesto por Maca-Meyer y cols. (2003) se muestra la distribución de todas las subespecies de *Gallotia* de Canarias en relación con la edad aproximada de las diferentes islas, y se contemplan también las introducciones fortuitas. A pesar de esta elevada diversidad, parece que subyace un único origen (es decir, se trata de un grupo monofilético), que está probablemente relacionado con lagartijas del género *Psammmodromus* del suroeste de Europa o del noroeste de África. Al parecer la colonización de las Canarias siguió un patrón este – oeste, un proceso que fue avanzando a medida que se iban formando las islas. Pero toda esta información no se ha conseguido de la noche a la mañana, sino que es el resultado de la suma de numerosas contribuciones que han ido aportando sucesivas evidencias.

La investigación herpetológica en Canarias ha tenido un profundo arraigo desde que a finales del siglo XIX diversos investigadores extranjeros comenzaron a describir taxones muy peculiares, sobre la base de criterios externos, es decir, morfológicos o de fenotipos. Tras el afán inicial de caracterizar estas nuevas formas, llegaron otros investigadores que plantearon estudios con nuevos “enfoques”, en los que, sin olvidar los tamaños, los colores, o las formas de dientes y de escamas, emplearon técnicas mucho más avanzadas que han permitido desarrollar ideas de corte ecológico y evolutivo, pero también con aplicación taxonómica. Con las nuevas evidencias empezaron a dibujarse nuevas relaciones de parentesco y se alcanzaron nuevas conclusiones con respecto a la identidad y al rango de los taxones. Así, algunas subespecies descritas previamente han sido invalidadas (este es el caso de los lagartos atlánticos y de los lagartos tizones), mientras que otras, por el contrario fueron elevadas a rango específico.

En este sentido, en el año 1993 Richard Thorpe y sus colaboradores, basándose en el análisis de ADN mitocondrial, defendieron que en *Gallotia galloti* sólo podían ser diferenciadas dos subespecies. Estas dos subespecies correspondían a dos grandes linajes, con lo que se rechazaba la propuesta de seis subespecies que hasta entonces se aceptaba sustentada por criterios morfológicos convencionales, que aparentemente resultaban inadecuados para justificar la separación de subespecies. Este hallazgo, hasta cierto punto resulta coherente, y revela la existencia de un “linaje sur” (que abarca a los lagartos de El Hierro y La Gomera), y un “linaje norte” (que agrupa los lagartos de las islas de Tenerife y La Palma). Sin embargo, trabajos posteriores permitirían ajustar mejor el “linaje sur”, definiendo una especie independiente (*Gallotia caesaris*), con dos subespecies, una en cada isla.



Mapa de las islas Canarias en el que se incluye la distribución de especies y subespecies de lagartos del género *Gallotia* y la edad aproximada de las islas. Los status taxonómicos dudosos se ponen entre corchetes y las cruces indican formas extintas (Adaptado de Maca-Meyer y cols., 2003).

El desarrollo de técnicas moleculares como la PCR y el reciente hallazgo de especies gigantes vivientes en Tenerife (*Gallotia intermedia*) y La Gomera (*Gallotia gomerana*) han supuesto un extraordinario avance en la comprensión de los patrones de colonización y evolución de los lagartos canarios. En otras palabras, la oportunidad para colocar a cada lagarto en su sitio. Para más información sobre este tema puede consultarse la revisión que en 1996 publicaron González y colaboradores.

Todos estos hallazgos están basados en la utilización de técnicas de análisis molecular, que pueden resultar engorrosas para aquellas personas alejadas de los ámbitos de la investigación. Sin embargo, en los últimos años, los análisis de ADN se han popularizado, y con frecuencia son citados en los medios de comunicación, o forman parte de las tramas de series en la televisión. La utilización de la PCR significó una importante innovación metodológica que supuso un punto y final al engorroso proceso de amplificación de un segmento concreto de ADN por el método de clonación. La reacción en cadena de la polimerasa, conocida como PCR por sus siglas en inglés (*Polymerase Chain Reaction*), es una técnica de biología molecular inventada en 1985 por Kary Mullis (que recibió el premio Nobel de Química en 1993), cuyo propósito es la obtención de un gran número de copias de un fragmento de ADN, a partir de un fragmento de dimensiones mínimas. En teoría se puede partir de una única copia de ese fragmento. Esta técnica sirve para amplificar un fragmento de ADN. Tras la amplificación, resulta mucho más fácil identificar con una probabilidad muy alta, por ejemplo, a los virus o bacterias causantes de una enfermedad, identificar personas (o cadáveres) por pequeñas fracciones de origen biológico, pruebas de parentesco (de paternidad), o hacer investigación científica sobre el ADN amplificado (comparar genéticamente organismos y establecer su parentesco). Estos usos derivados de la amplificación han hecho que la PCR se convierta en una técnica muy extendida, con el consiguiente abaratamiento del equipo necesario para llevarla a cabo.

La técnica se fundamenta en la propiedad natural de las ADN-polimerasas para replicar hebras de ADN, para lo cual emplea ciclos de altas y bajas temperaturas alternadas para separar las hebras de ADN recién formadas entre sí tras cada fase de replicación y, a continuación, dejar que vuelvan a unirse a polimerasas para que vuelvan a duplicarlas. En un principio la técnica era muy lenta, ya que las polimerasas se desnaturalizaban al realizar los cambios de temperatura y era necesario agregar nuevas polimerasas en cada ciclo. Puesto que las temperaturas del ciclo (94 °C en algunos momentos) suponen la inmediata desnaturalización de toda proteína, se emplean ADN-polimerasas termoestables, extraídas de microorganismos adaptados a vivir a esas temperaturas, que son restrictivas para la mayoría de los seres vivos. Hoy, todo el proceso de la PCR está

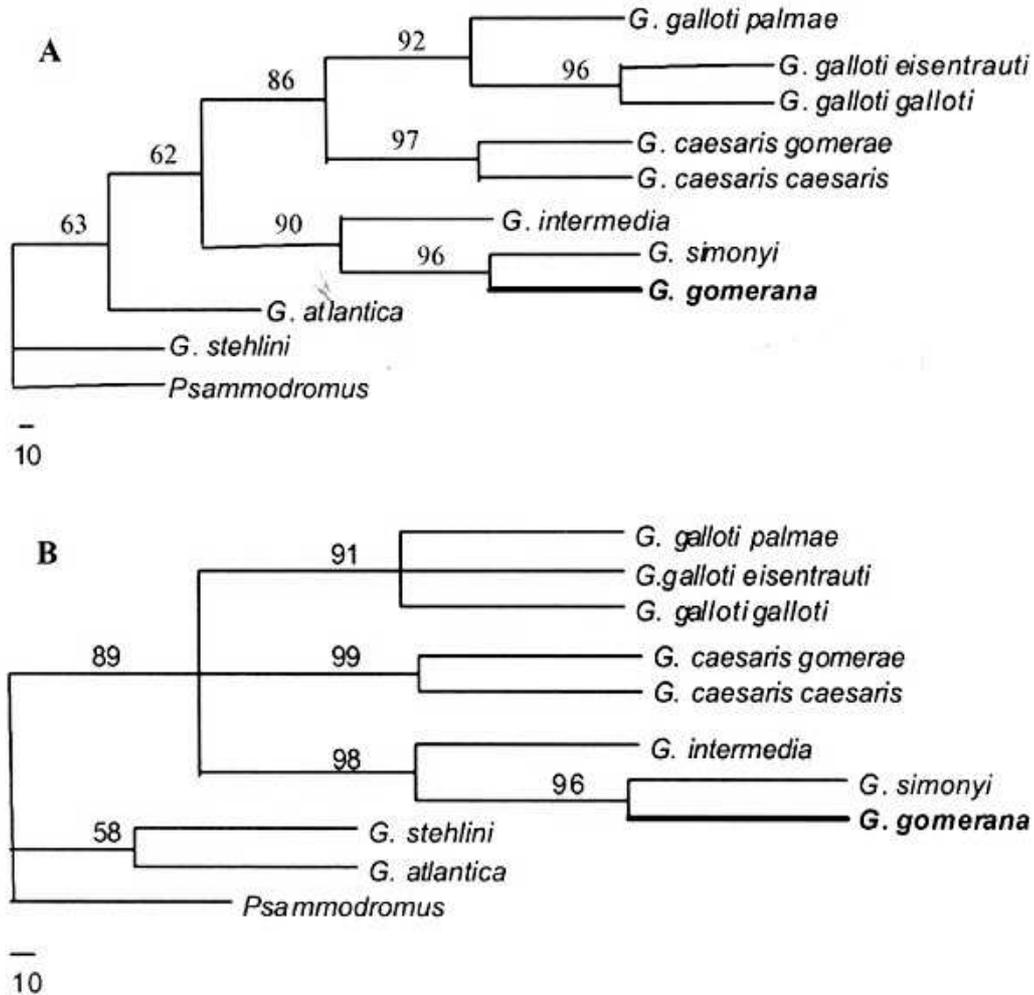
automatizado mediante un aparato llamado termociclador, y permite realizar análisis de forma rutinaria.

La técnica es de una sencillez exquisita, y de una rapidez extraordinaria, ya que se consigue la amplificación selectiva de ADN en apenas dos horas. Se comienza con la síntesis de dos cebadores (tramos cortos de ADN de un solo filamento con unos veinte pares de bases) cuya secuencia corresponde a las regiones que rodean a la fracción de ADN que nos interesa. Estos cebadores se añaden a una masa de ADN obtenida de una muestra de tejido (músculo, sangre, etc.) que contiene todo el genoma. Mediante calentamiento a 95 °C las dos hebras de ADN se separan permitiendo a cada cebador unirse a los tramos de veinte pares de bases del modelo cuyas secuencias les sean complementarias. Después se añade la enzima que copia el ADN incorporando pares de bases en posiciones complementarias en el filamento, pero sólo actúa donde el ADN tenga dos filamentos, es decir en el segmento doble que consta del cebador y la región complementaria, fabricando una copia complementaria a partir del cebador, o dicho de otra manera, de nuestra región de interés. El proceso se repite una y otra vez, consiguiendo que en dos horas haya aumentado nuestra “fracción” en nada menos que treinta y cuatro millones de veces. Se obtiene así una solución concentrada que ahora se puede secuenciar, es decir, establecer el orden (la secuencia) en que están dispuestas las distintas bases.

Gracias a esta técnica en la actualidad sabemos muchas cosas sobre este apasionante grupo de reptiles, pero más en concreto sobre los que habitan las islas occidentales. Así, ha quedado plenamente demostrada la estrecha relación que existe entre las formas gigantes de lagartos (*Gallotia intermedia*, *G. simonyi* y *G. gomerana*), algo mayor entre éstas dos últimas que con respecto a *G. intermedia* de Tenerife. El otro “gigante” (*Gallotia stehlini* de Gran Canaria) representa una línea evolutiva aparte, si bien entroncada con las otras especies.

En la figura de la página siguiente, adaptada del trabajo de Hernández y cols. (2001) se pueden observar las relaciones entre las distintas especies de estos reptiles mediante árboles filogenéticos (de parentesco) con el método del vecino más próximo (Neighbor-joining), es decir, el que muestra secuencias más parecidas. Las relaciones se han establecido a partir de secuencias de material mitocondrial [del citocromo b (cytb) y del 12S rRNA], y uniendo los vecinos más cercanos (menor distancia genética), y tratando de minimizar la longitud total del árbol. La distancia genética entre taxones refleja las diferencias o sustituciones de nucleótidos para un sitio o loci concreto. Recordar que un nucleótido es la unidad estructural en cada filamento de ADN y consiste en un azúcar con cinco átomos de carbono, una de las cuatro bases nitrogenadas [es decir, citosina (C), timina (T), adenina (A) o guanina (G)], y de ácido fosfórico. El

citocromo b es una fracción del ADN mitocondrial que comprende unos 1200 pares de bases, y que es muy utilizado en este tipo de estudios.



Relaciones filogenéticas entre lagartos endémicos canarios del género *Gallotia* basadas en secuencias parciales de los genes citocromo b (arriba) y 12s rRNA (abajo), tras el hallazgo del lagarto gigante de La Gomera, cuya rama aparece resaltada en negrita (Adaptado de Hernández y cols., 2001).

Otra de las hipótesis barajadas a partir de estos estudios es que la colonización de las islas occidentales por parte de un linaje de reptiles grandes (grupo *Gallotia simonyi*) y otro de pequeños (grupo *G. galloti-caesaris*) ocurrió probablemente de forma simultánea, si bien ambos grupos se separaron hace 5-7 millones de años.

Gracias a estas técnicas moleculares han podido analizarse los restos momificados de un enorme saurio encontrado en Tenerife en 1991, que fueron atribuidos a *Gallotia goliath*, una especie que había sido descrita por R. Mertens medio siglo antes a partir de huesos fósiles. El empleo de la PCR en el ámbito del ADN mitocondrial, combinando los genes cytb y 12S rRNA, ha permitido a Maca-Meyer y colaboradores (2003) establecer la plena validez de *Gallotia goliath* y su ubicación en el entramado de las relaciones con las otras especies de lagartos canarios. Este verdadero “gigante”, se estima que superaba 1,5 metros de longitud, guarda un estrecho parentesco con los otros lagartos de gran talla, excepto con *G. stehlini*. De este modo, se ha puesto fin a las sugerencias de algunos autores (como Barahona y colaboradores en 2000), que hallaron una enorme similitud en caracteres morfológicos que achacaron sólo a una reducción en la talla, por lo que propusieron que *Gallotia goliath* y *G. simonyi* constituirían en realidad una sola entidad taxonómica. Donde no parecen quedar dudas es en considerar una misma identidad (sinonimia) a *Gallotia goliath* y *Gallotia maxima*, ésta última, una especie descrita por Telesforo Bravo en 1953.

Los perenquenes

Los otros dos grupos de reptiles nativos que habitan en Canarias, los perenquenes (género *Tarentola*) y las lisas (género *Chalcides*), encierran también, apasionantes historias de colonización y evolución, que han podido rastrearse aplicando las técnicas moleculares.

La colonización de Canarias por los perenquenes siguió un patrón totalmente diferente al mostrado para los lagartos, y no siempre en relación con la historia geológica del archipiélago. De hecho, de acuerdo con los datos aportados por Nogales y colaboradores en 1998, se supone que la distribución actual de estos pequeños reptiles y sus relaciones de parentesco son el resultado tanto de múltiples y complejos procesos de colonización desde el continente, como de la extinción de algunas especies.

En el Archipiélago Canario habitan actualmente cuatro especies nativas: *Tarentola angustimentalis* (presente en las islas orientales y en los islotes), *T. delalandii* (en Tenerife y La Palma), *T. boettgeri* (en Gran Canaria y El Hierro) y *T. gomerenis* (en La Gomera). Según los datos aportados por Nogales y cols., *T. angustimentalis* representa un taxon íntimamente relacionado con *T. mauritanica* del vecino continente africano. Pero quizás, uno de los aspectos más interesantes observados sea la mayor afinidad que a escala genética se observa entre los perenquenes de El Hierro, la subespecie típica (*T. boettgeri boettgeri*) y los de las islas Salvajes (*T. boettgeri bischoffi*), mientras que se mantienen más alejados de los de Gran Canaria, contrariamente a lo que en un principio se había supuesto. Esto hace pensar, en función de la juventud geológica de El

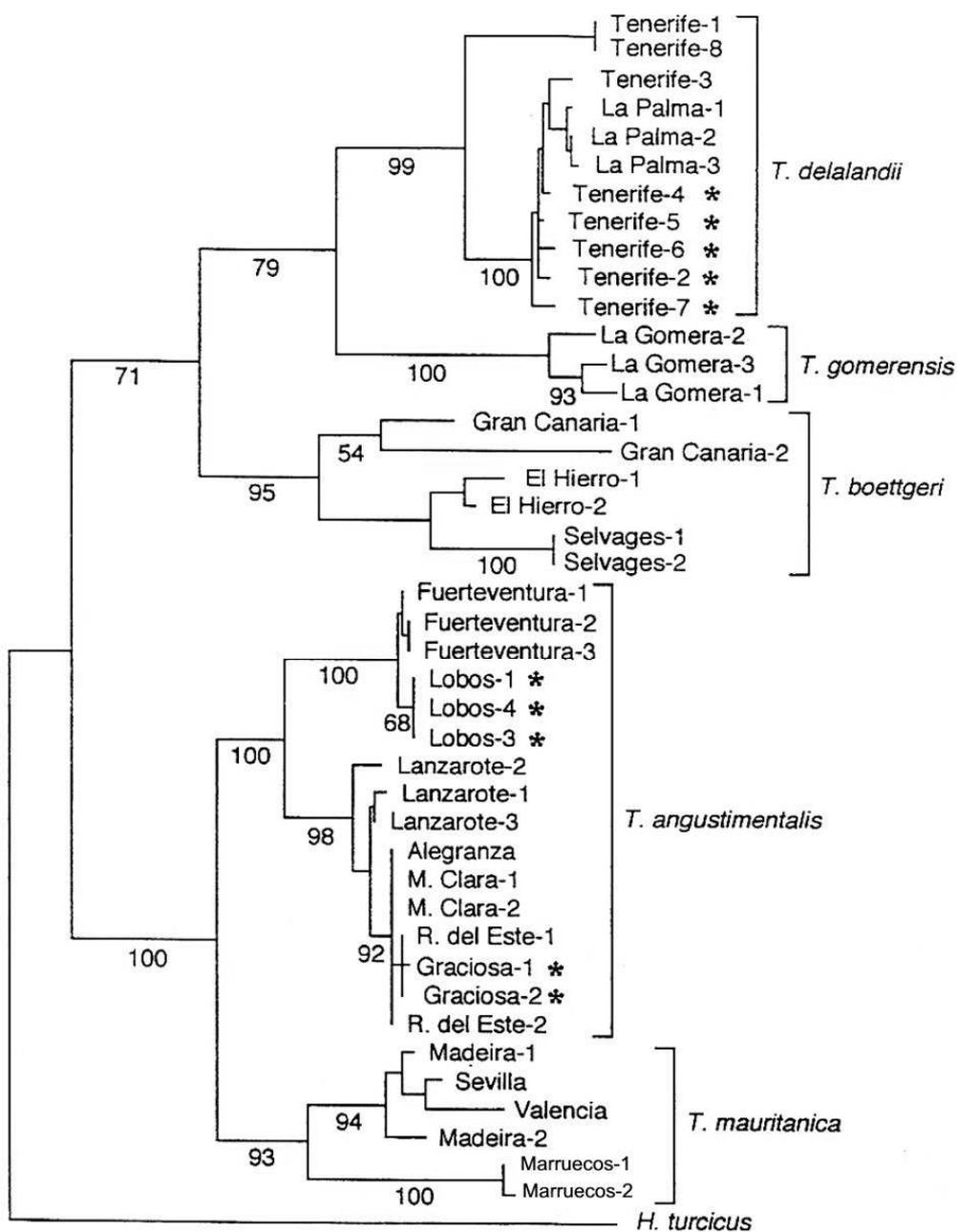


Los perenquenes o “pracos” (género *Tarentola*) son hábiles cazadores nocturnos que cambian parcialmente su coloración según les convenga. Pese al importante papel que juegan capturando pequeños invertebrados, no gozan de muy buena reputación entre un amplio sector de la sociedad canaria. Foto Domingo Trujillo.



Las lisas (género *Chalcides*), mitad lagartos mitad serpientes, están presentes en todas las islas excepto La Palma. La marcada variabilidad genética de las lisas de Gran Canaria y Tenerife parece guardar relación con episodios recientes de intenso volcanismo. Foto Domingo Trujillo.

Hierro (apenas un millón de años) que la isla fue colonizada a partir de las islas Salvajes, que son mucho más antiguas. En la siguiente figura se muestran las relaciones de parentesco en el árbol filogenético de las especies canarias.

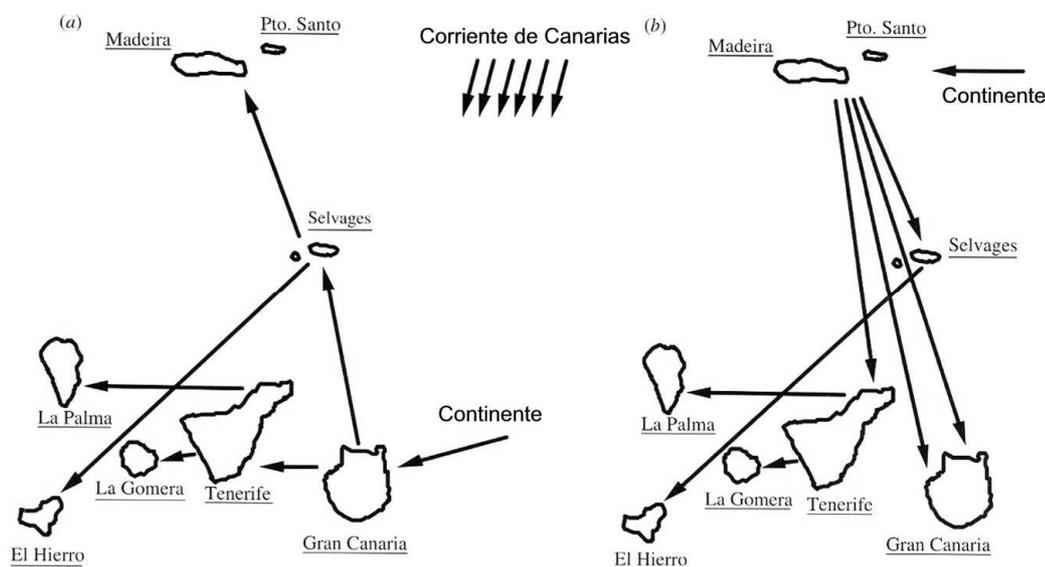


— 10 substituciones de nucleotidos

Filogenia de los perenques canarios, donde los asteriscos representan los especímenes de los que sólo se analizó una secuencia parcial del 12S rRNA. (Adaptado de Nogales y cols., 1998).

Carranza y colaboradores en un estudio publicado en 2000, pusieron de manifiesto la elevada capacidad colonizadora transoceánica de estos reptiles. De este modo, mostraron que la llegada y posterior expansión de *Tarentola* en las islas de Cabo Verde (situadas a unos 1.400 km de distancia) está relacionado con un simple evento colonizador que tuvo su origen en La Gomera o en Tenerife hace unos siete millones de años. Sin embargo, lo que hasta el momento no se ha terminado de aclarar es la procedencia de los perenquenes de las islas centro – occidentales de Canarias, para las que se ha sugerido la colonización desde Madeira o desde el continente.

De acuerdo con Carranza y cols., los posibles itinerarios seguidos por los perenquenes son los siguientes. Una posibilidad es que Gran Canaria fuera colonizada desde el continente, y desde esta isla se colonizaran el resto de las islas occidentales (La Palma, La Gomera y El Hierro), y también las islas Salvajes y el archipiélago de Madeira. La otra posibilidad plantea una ruta inversa, con el archipiélago de Madeira colonizado en primer lugar desde el continente, y con una posterior colonización de las Salvajes, Tenerife y Gran Canaria, a partir de perenquenes de Madeira.



Las dos hipótesis alternativas de la colonización de las islas Salvajes y las Canarias occidentales por los perenquenes. a: vía Gran Canaria, b: vía archipiélago de Madeira (Adaptado de Carranza y cols., 2000).

Las lisas

El género *Chalcides* está representado en Canarias por tres especies de lisas, y se distribuye por todas las islas excepto La Palma. Este grupo también ha sido objeto de recientes estudios moleculares, como los realizados por Brown y Pestano en 1998, o Brown y colaboradores en 2000. Estas investigaciones han puesto en evidencia la existencia de un nexo entre la estructura genética y el pasado geológico de las diferentes islas. Así, las poblaciones de Tenerife y Gran Canaria muestran una marcada variabilidad genética (expresada como divergencia haplotípica) quizás como resultado de periodos recientes de intenso volcanismo. Por el contrario, tanto las poblaciones de La Gomera como las de El Hierro mostraron bajos valores de diferenciación genética. Estos bajos valores son explicables por niveles más reducidos de actividad volcánica durante la historia geológica reciente de ambas islas, y también porque la colonización por estos reptiles ha tenido lugar más recientemente.

Los modelos de colonización más plausibles permiten plantear dos hipótesis. Una que Tenerife fue el centro de evolución de las lisas, con una posterior llegada a La Gomera, y desde allí a Gran Canaria y El Hierro. La segunda posibilidad sitúa el centro en La Gomera, desde la que partieron tres “ramas” independientes; una a Gran Canaria (hace 4 M.a.), otra a Tenerife (hace 3,5 M.a.) y otra mucho más reciente a El Hierro.

El caso de la lisneja de Fuerteventura (*Chalcides simonyi*), una especie endémica de esta isla y de Lanzarote, es un tanto particular. Los análisis muestran que esta especie se encuentra genéticamente alejada con respecto a las lisas de las islas occidentales, y también que no muestra afinidades próximas a especies norteafricanas, como *C. mionecton* o *C. polylepis*.

Los murciélagos

En la actualidad se conocen en Canarias siete especies nativas de murciélagos, pertenecientes a los géneros *Pipistrelus*, *Plecotus*, *Barbastella* y *Tadarida*, lo que hace de este grupo el más importante de los mamíferos isleños.

Los diferentes trabajos realizados hasta la fecha sobre murciélagos canarios revelan una gran afinidad entre las poblaciones insulares y las continentales. Estas afinidades son evidentes incluso al considerar taxones endémicos como el ‘orejudo canario’ (*Plecotus teneriffae*). Para Juste y colaboradores (2004) estos mamíferos canarios pertenecen al grupo de *P. austriacus*, en el que se incluyen también a *P. kolombatovici* y *P. balensis*, este último un endemismo etíope.

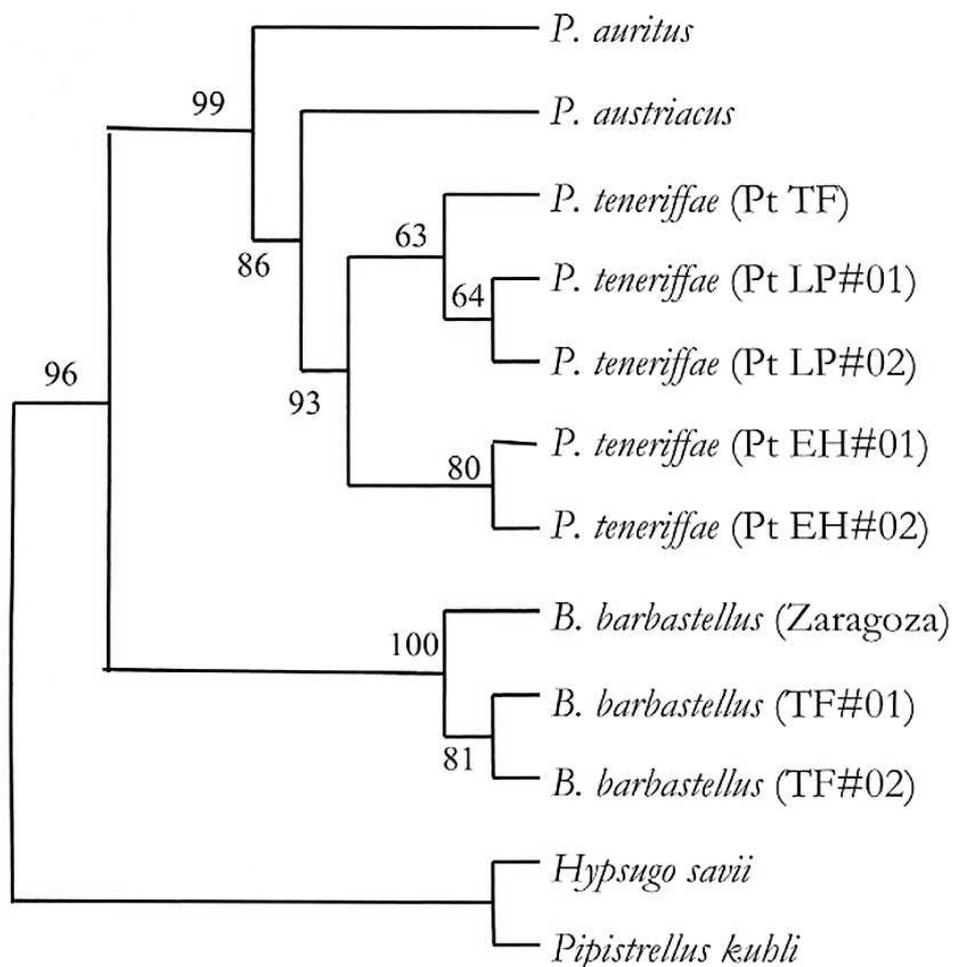


En base a diferencias genéticas y de coloración, las poblaciones canarias del murciélago de bosque fueron descritas como endémicas (*Barbastella basbastellus guanchae*). Actualmente es el quiróptero más escaso y de distribución más restringida de los que habitan en Canarias. Foto Domingo Trujillo.



Entre los murciélagos canarios la única especie endémica es el orejudo (*Plecotus teneriffae*), presente en todo tipo de hábitats, pero más común en zonas forestales de pinar o pinar mixto. Foto Domingo Trujillo.

El estudio de Juste y cols. sugiere que las islas Canarias fueron colonizadas por un ancestro norteafricano hace al menos 2,3 millones de años. *Plecotus austriacus* llegó a Madeira hace unos 300.000 años durante su reciente expansión hacia el oeste a través de Europa. Pestano y colaboradores (2003) destacaron que *P. teneriffae* mostraba una mayor similitud con *P. austriacus* que con *P. auritus*, ambas especies de orejados con distribución Paleártica. Para la colonización dentro de Canarias sugirieron que las islas de La Palma y El Hierro fueron colonizadas en épocas similares a partir de poblaciones de Tenerife. Un árbol filogenético con las relaciones de las poblaciones canarias de *P. teneriffae* se muestra a continuación.



Árbol de máxima verosimilitud para algunos murciélagos canarios basado en secuencias de Citocromo b y 16S rRNA (Adaptado de Pestano y cols., 2003).

Con los murciélagos de bosque canarios, descritos recientemente como una subespecie endémica (*Barbastella barbastellus guanchae*) el asunto no está todavía claro. Si bien no hay dudas de que conforman una población bien diferenciada tanto en el ámbito genético como en el fenotípico, el origen de este taxon es todavía un misterio. Su linaje desarrollado a partir del material genético de las mitocondrias es distinto a cualquiera de los encontrados en otras poblaciones de Marruecos o de la península Ibérica. Su marcada diferenciación genética sugiere, bien una colonización relativamente antigua, o bien que el origen de la población “fundadora” no ha sido todavía identificado. Juste y colaboradores (2003) mostraron más detalles sobre este interesante problema.

Las aves

En el grupo de las aves también se han producido muchos avances en materia de colonización y evolución que han evidenciado procesos de una enorme complejidad y que en muchos casos ofrecen una visión nueva, a veces incluso radicalmente opuesta a la que tradicionalmente se había aceptado. Esto no debe extrañarnos puesto que las aves, a diferencia de los reptiles, poseen una notable capacidad de dispersión.

Uno de los casos más ilustrativos es el de los ‘herrerillos’ (*Parus caeruleus*) canarios, que abarcan cuatro subespecies endémicas que están distribuidas por todas las islas. Se ha vertido mucha tinta sobre los aspectos ecológicos, biológicos y morfológicos de estas pequeñas aves (Grant, 1979; Becker y cols., 1980; Schottler y cols., 2002; García del Rey, 2004; García del Rey y cols., 2006, entre otros), y aparentemente existía una cierta unanimidad con respecto a cómo había tenido lugar su llegada a las islas y la posterior expansión de estas aves. Se aceptaba como bueno un patrón de colonización este – oeste a partir de origen continental, es decir, un patrón similar al descrito previamente para los lagartos. Sin embargo, las evidencias moleculares han mostrado que nada más lejos de la realidad.

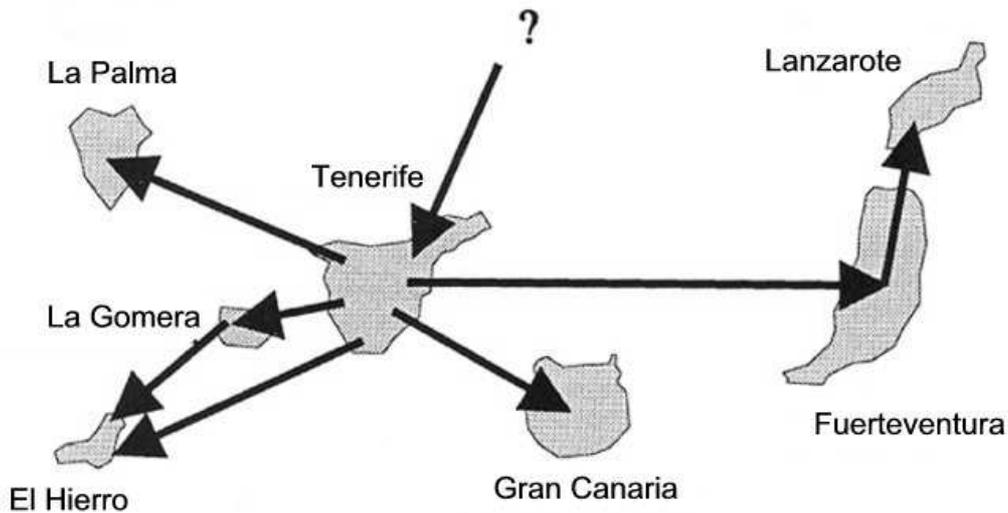
Estudios genéticos muy recientes (ver Kvist y cols., 2005) apuntan a que el centro evolutivo de los herrerillos canarios fue Tenerife, y que desde esta isla la especie colonizó a las demás por vías independientes, excepto a Lanzarote que quizás fue colonizada desde Fuerteventura. Curiosamente, los herrerillos de las islas orientales guardan un gran parecido genético con aves del norte de África, mientras que los de La Palma están más cercanos a los europeos. Kvist y colaboradores sostienen que las aves de Gran Canaria son diferentes y deberían ser consideradas como una nueva subespecie. En la figura de la página 120 se muestra la propuesta de colonización de los herrerillos.



Los trabajos más recientes sobre las subespecies de herrerillos canarios apuntan a que la primera oleada alcanzó primero a Tenerife, y a una reciente invasión a La Palma a partir del sur de Europa. Foto Diego L. Sánchez.



Como con otras aves insectívoras canarias, análisis genéticos recientes han permitido un completo reajuste taxonómico en los petirrojos isleños, con el hallazgo de una nueva subespecie endémica de Gran Canaria. Foto Domingo Trujillo.

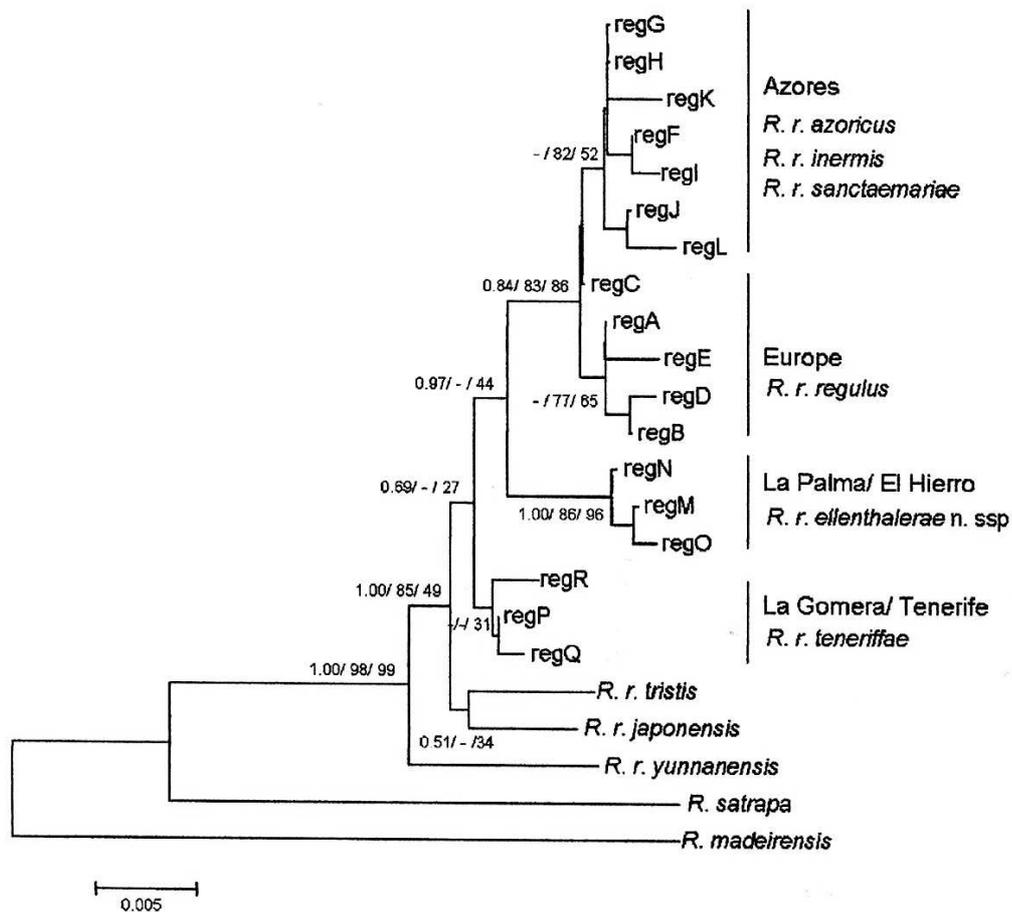


Modelo de colonización propuesto para los herrerillos de las islas Canarias. Tenerife fue la primera isla colonizada y las otras lo fueron a partir de ella. El Hierro lo hizo posiblemente vía La Gomera, y Lanzarote vía Fuerteventura (Adaptado de Kvist y cols., 2005).

También merecen destacarse los importantes avances sobre los pinzones vulgares (*Fringilla coelebs*) de los archipiélagos macaronésicos, alcanzados por investigadores del Royal Notario Museum (Canadá). Entre ellos debemos resaltar los estudios de Marshall y Baker (1999), en los que se sugiere que la colonización de las islas atlánticas se produjo a partir de un ancestro originado en el norte de África. Este ancestro, al parecer, colonizó primero las Azores, luego Madeira y por último llegó hasta Canarias. En Canarias, los pinzones vulgares llegaron inicialmente a La Palma y El Hierro, después a La Gomera y Tenerife, y con un salto posterior colonizaron Gran Canaria. En esta última isla se ha comprobado la existencia de un haplotipo (asociación de genes próximos físicamente en el mismo cromosoma) exclusivo.

El desarrollo de la PCR también ha supuesto un reajuste taxonómico para varias especies de aves canarias, para las que se ha desvelado la existencia de nuevos taxones. Estos son los casos del petirrojo (*Erithacus rubecula*), que los análisis genéticos han demostrado la existencia de una subespecie nueva en Gran Canaria, que fue descrita como *E. r. marionae* (Dietzen y cols., 2003). También de esta manera se ha descubierto recientemente una nueva subespecie de reyezuelo de La Palma y El Hierro, *Regulus regulus ellenthalerae* (Päckert y cols., 2006). El árbol

filogenético en el que se incluyen los reyezuelos canarios se muestra en la siguiente figura.



Árbol según el modelo del “vecino más próximo” para 782 pares de bases mitocondriales sobre 17 haplotipos de reyezuelos del Paleártico Occidental. (Adaptado de Päckert y cols., 2006).

La utilización de las técnicas moleculares ha impulsado un enorme avance en el conocimiento del origen de otros taxones endémicos, como el mosquitero canario (*Phylloscopus canariensis*), la tarabilla canaria (*Saxicola dacotiae*) o el bisbita caminero (*Anthus berthelotii*), que en todos los casos se sitúa en especies del continente europeo (Arctander y col., 1996; Helbig y cols., 1996; Wink y cols., 2002).

Sin embargo, para otros taxones las evidencias moleculares han mostrado que los caracteres morfológicos son insuficientes para sustentar algunos taxones. La hubara que habita en Canarias, fue atribuida a una subespecie endémica, *Chlamydotis undulada fuertaventurae*, caracterizada por tener un tamaño más pequeño y una coloración más oscura que las otras



La tarabilla canaria (*Saxicola dacotiae*) o “caldereta” es la única de las aves endémicas de Canarias restringida a una sola isla, Fuerteventura. La densidad de estas aves está en relación directa con la topografía del terreno; a pendientes más acusadas y con mayor cantidad de piedras, más tarabillas. Foto David Hill.

tres subespecies conocidas. No obstante, los estudios de Gaucher y cols. (1996) han evidenciado que la hubara de Canarias muestra una enorme similitud genética con *C. u. undulata* del norte de Africa. Esta relación ha sido también posteriormente comprobada por Idaghdour y cols. (2004), lo que sugiere a una historia reciente común, que se ha separado hace sólo unos 20-25.000 años. Para estos autores, el reconocimiento de *C. u. undulata* y *C. u. fuertaventurae* como subespecies diferentes se sustenta principalmente en criterios geopolíticos.

Los recientes trabajos genéticos sobre los picos picapinos de Canarias (*Dendrocopos major*), tradicionalmente asignados a dos poblaciones endémicas (una en Tenerife y otra en Gran Canaria), han mostrado que ambas son idénticas. Además, también se ha puesto de manifiesto que están escasamente diferenciadas de aves continentales, y que probablemente son el resultado de una colonización muy reciente a partir de contingentes euroasiáticos (García del Rey y cols., en prensa).

Para terminar, señalar que lo que han leído debe ser interpretado como un avance de los logros alcanzados utilizando los análisis moleculares. Quedan todavía muchas dudas por resolver, pero en un futuro



Las hubaras son una de las aves más emblemáticas de la fauna esteparia de Canarias. Según censos recientes su población ha aumentado en la última década, pero sólo habitan en algunos llanos de Fuerteventura y Lanzarote, muy demandados por el desarrollo urbanístico, donde conviven con otras aves tan interesantes como el corredor, el alcaraván, o la ganga. Foto Domingo Trujillo.



Para los ornitólogos cuesta trabajo creer que el “guirre” la rapaz diurna más abundante de Canarias a mediados del siglo XIX, cuente hoy con apenas un centenar de ejemplares. No menos difícil es que estas rapaces carroñeras, de marcado carácter migrador en la región Paleártica, hayan evolucionado hasta formar una subespecie endémica del Archipiélago Canario. Desgraciadamente se encuentra seriamente amenazada de extinción por venenos, destrucción de su hábitat y alta mortandad por choques contra tendidos eléctricos. Foto Domingo Trujillo.

no muy lejano esperamos conseguir un reajuste global de la taxonomía de los vertebrados canarios.

Agradecimientos: Al Dr. Julio Afonso Carrillo por su invitación a participar en la Semana Científica Telesforo Bravo y sus considerables mejoras sobre el texto original. A Diego L. Sánchez y Domingo Trujillo por permitirme el uso de sus fotografías. A Ana Ester Pérez por los interminables escaneados de última hora.

Referencias

ARCTANDER, P., O. FOLMER & J. FJELDSA (1996). The phylogenetic relationships of Berthelot's Pipit *Anthus berthelotii* illustrated by DNA

- sequence data, with remarks on the genetic distance between Rock and Water Pipits *Anthus spinoletta*. *Ibis* 138: 263-272.
- BARAHONA, F., S. E. EVANS, J. A. MATEO, M. GARCÍA-MÁRQUEZ & L. F. LÓPEZ-JURADO. (2000). Endemism, gigantism and extinction in island lizards: the genus *Gallotia* on the Canary Islands. *J. Zool. Lond.* 250: 373-388.
- BECKER, P. H., G. THIELCKE & K. WUSTENBERG. (1980). Versuche zum angenommenen Kontrastverlust im Gesang der Blaumeise (*Parus caeruleus*) auf Teneriffa. *J. Orn.* 121: 81-85.
- BRAVO, T. (1953). *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las islas Canarias. *Estudios Geológicos* 9(17): 7-34.
- BROWN, R. P. & J. PESTANO. (1998). Phylogeography of skinks (*Chalcides*) in the Canary Islands inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 7: 1183-1191.
- CARRANZA, S., E. N. ARNOLD, J. A. MATEO & L. F. LÓPEZ-JURADO. (2000). Long-distance colonization and radiation in gekkonid lizards, *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae), revealed by mitochondrial DNA sequences. *Proc. R. Soc. Lond. B*: 637-649.
- DIETZEN, C., H.-H. WITT & M. WINK. (2003). The phylogeographic differentiation of the European robin *Erithacus rubecula* on the Canary Islands revealed by mitochondrial DNA sequence data and morphometrics: evidence for a new robin taxon in Gran Canaria?. *Avian Science* 3(2-3): 115-131.
- GARCÍA DEL REY, E. (2004). Foraging behaviour by the Fuerteventura Blue Tit (*Parus caeruleus degener*) during the pre-breeding period and its implications in long-term habitat management. *Vieraea* 32: 177-182.
- GARCÍA DEL REY, E., W. CRESSWELL, C. M. PERRINS & A. GOSLER. (2006). Variable effects of laying date on clutch size in the Canary Island Blue Tits (*Cyanistes teneriffae*). *Ibis* 148: 564-567.
- GARCÍA DEL REY, E., G. DELGADO, J. GONZÁLEZ & M. WINK. (en prensa). Canary Island Great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) from Canary Islands has distinct mtDNA. *J. Orn.*
- GAUCHER, P., P. PAILLAT, C. CHAPPUIS, M. S. JALME, F. LOTFIKHAH & M. WINK. (1996). Taxonomy of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis* 138(2): 273-282.
- GONZÁLEZ, P., F. PINTO, M. NOGALES, J. JIMENEZ-ASENSIO, M. HERNÁNDEZ & V. M. CABRERA. (1996). Phylogenetic Relationships of the Canary Islands Endemic Lizard Genus *Gallotia* (Sauria: Lacertidae), inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6(1): 63-71.

- GRANT, P. R. (1979). Ecological and morphological variation of Canary Island blue tits, *Parus caeruleus* (Aves: Paridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 11: 103-129.
- HELBIG, A., J. MARTENS, I. SEIBOLD, F. HENNING, B. SCHOTTLER & M. WINK. (1996). Phylogeny and species limits in the Palaearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *Ibis* 138: 650-666.
- HERNÁNDEZ, M., N. MACA-MEYER, J. C. RANDO, A. VALIDO & M. NOGALES. (2001). Addition of a new living giant lizard from La Gomera to the phylogeny of the endemic Genus *Gallotia* (Canarian Archipelago). *Herpetological Journal* 11: 171-173.
- IDAGHDOUR, Y., D. BRODERICK, A. KORRIDA & F. CHBEL. (2004). Mitochondrial control region diversity of the houbara bustard *Chlamydotis undulata* complex and genetic structure along the Atlantic seaboard of North Africa. *Molecular Ecology* 13: 43-54.
- JUSTE, J., C. IBÁÑEZ, D. TRUJILLO, J. MUÑOZ & M. RUEDI. (2003). Phylogeography of Barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*) in the western Mediterranean and the Canary Islands. *Acta Chiropterologica* 5(2): 165-175.
- JUSTE, J., C. IBÁÑEZ, J. MUÑOZ, D. TRUJILLO, P. BENDA, A. KARATAS & M. RUEDI. (2004). Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaearctic and Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1114-1126.
- KVIST, L., J. BROGGI, J. C. ILLERA & K. KOIVULA. (2005). Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 501-511.
- MACA-MEYER, N., S. CARRANZA, J. C. RANDO, E. N. ARNOLD & V. M. CABRERA. (2003). Status and relationships of the extinct giant Canary Island lizard *Gallotia goliath* (Reptilia: Lacertidae), assessed using ancient mtDNA from its mummified remains. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 659-670.
- MARSHALL, H. D. & A. BAKER. (1999). Colonization history of Atlantic island common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11(2): 201-212.
- NOGALES, M., M. LÓPEZ, J. JIMENEZ-ASENSIO, J. M. LARRUGA, M. HERNÁNDEZ & P. GONZÁLEZ. (1998). Evolution and biogeography of the Genus *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae) in the Canary Islands, inferred from mitochondrial DNA sequences. *J. Evol. Biol.* 11: 481-494.
- PACKERT, M., C. DIETZEN, J. MARTENS, M. WINK & L. KVIST. (2006). Radiation of Atlantic goldcrest *Regulus regulus* spp.: evidence of a new

- taxon from the Canary islands. *Journal of Avian Biology* 37 (4): 364-380.
- PESTANO, J., R. P. BROWN, N. M. SUÁREZ, J. BENZAL & S. FAJARDO. (2003). Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Heredity* 90: 302-307.
- SCHOTTLER, B., F. W. HENNING & H.-H. BERGMANN. (2002). Brutzeitliche Beobachtungen an der palmerischen Blaumeise *Parus caeruleus palmensis*. *Limicola* 16: 22-29.
- THORPE, R. S., D. MCGREGOR & A. M. CUMMING. (1993). Population evolution of western Canary Island lizards (*Gallotia galloti*): 4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 219-227.
- WINK, W., H. SAUER-GURTH & E. GWINNER. (2002). Evolutionary relationships of stonechats and related species inferred from mitochondrial DNA sequences and genomic fingerprinting. *British Birds* 95: 349-355.