

## CONTRIBUCION A LA BIOGEOGRAFIA DE LAS ISLAS CANARIAS

DAVID BRAMWELL

Jardín Botánico Canario "Viera y Clavijo" del Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria.

RECIBIDO: 15-Julio-1986

### RESUMEN

Se analiza la distribución de varias especies endémicas canarias y sus parientes africanos, empleando el método panbiogeográfico de Croizat y se define un "Track" africano generalizado que, probablemente, es indicativo de una flora semi-árida más expandida históricamente, similar a la "Rand Flora" descrita por Le Brun. Tal flora que parece haber declinado a finales del período Terciario ha dejado una serie de vicariantes, relictos disjuntos, en torno a los bordes del continente africano.

Se somete a discusión la dispersión de miembros de esta flora Terciaria hasta las islas Canarias, que en la mayoría de los casos ha tenido lugar por vicariancia ("form-making").

### SUMMARY

The distribution of various Canarian endemic species and their African relatives is analysed using Croizat's panbiogeographical method and a generalized african track defined which is probably indicative of a historically more widespread semi-arid flora similar to the "Rand Flora" described by Le Brun. This flora which appears to have declined at the end of the Tertiary period has left a series of vicarious, disjunct relicts around the margins of the African Continent.

The dispersal of members of this Tertiary flora to the Canary Islands is discussed and dispersion in almost all cases has been followed by vicariism ("form-making").

## INTRODUCCION

Aceptando la definición de biogeografía como la ciencia de la distribución de los organismos, los problemas principales que un biogeógrafo debe afrontar son:

1. ¿Dónde aparece un taxón?
2. ¿Por qué aparece allí?

La primera pregunta demanda una definición de la distribución del taxón y la segunda una interpretación de esta distribución.

Así la biogeografía parecería ser un campo bastante sencillo de estudiar. Sin embargo desde su origen en los tiempos de De Candolle, Darwin y Wallace, la biogeografía moderna se ha convertido en uno de los campos más controvertidos de la biología de las plantas, en parte porque la base conceptual de la materia ha sido bastante nebulosa (ver Nelson & Rosen, 1981) y su metodología, caótica. Recientemente los "biogeógrafos" se han dividido en dos escuelas básicas: la de los biogeógrafos dispersionistas que siguen las teorías de Wallace, Simpson, Mayr, etc. y los biogeógrafos vicariancistas que basan sus conclusiones tanto en la panbiogeografía de Croizat como en la vicariancia y relaciones cladísticas de áreas y taxones de Nelson, Rosen, Humphries, etc.

Otros biogeógrafos, como por ejemplo Savage (1982) toman el "camino del medio" y consideran las dos escuelas divergentes reconciliables a base de una modificación de la teoría dispersionista en el sentido de Wallace como consecuencia de los conceptos actuales sobre los movimientos continentales (dinámica cortical) y expansión de los fondos oceánicos, de tal forma que la teoría debe ser adaptada para compatibilizar con el concepto dinámico de la historia de la tierra. Desde esta óptica la teoría de dispersión de Wallace etc. (la llamada "movilismo" de Croizat) y la teoría de vicarancia (basada en la panbiogeografía de Croizat) son conceptos complementarios y no mutuamente excluyentes.

## DATOS DE LA BIOGEOGRAFIA

Los datos básicos de los biogeógrafos son las distribuciones de las especies individuales en el espacio y en el tiempo (corrientemente se denomina a estas distribuciones como "track"). Como apunta Savage (1982), dado que cada especie tiene su propio conjunto de necesidades ecológicas peculiares y

además su propia y única historia evolutiva, cada especie tiene una distribución ecogeográfica propia y no fortuita como consecuencia de la cual ninguna especie está universalmente presente en todas partes y muchas especies tienen "tracks" muy pequeños o únicos.

Sobre la base de estos datos de distribución los biogeógrafos pueden hacer una serie de generalizaciones. La primera generalización es básicamente que a pesar de la naturaleza única de las distribuciones de las especies individuales, numerosos "tracks" individuales son concordantes y muestran un modelo común (en la terminología moderna el modelo común es conocido como un "track generalizado"). El reconocimiento de un "track generalizado" involucrando la distribución de muchas especies o varios grupos monofiléticos superiores (por ejemplo géneros o familias) es el primer paso fundamental en el análisis biogeográfico y es la base de la *panbiogeografía* de Croizat (1958) y la "Vicariance Biogeography" de Nelson & Rosen (1981).

La segunda generalización es el reconocimiento de varios grupos vecinos o distantes de distribución disjunta, los cuales forman nudos o componentes del track dentro del *track generalizado*. Estos componentes definen los límites geográficos de las principales biotas modernas, caracterizados por un alto grado de endemismos.

La tercera generalización es el intento de identificación de las unidades suministradoras o biotas ancestrales, que han contribuido a las biotas modernos. En cualquier región concreta la biota actual puede haberse derivado de varias unidades suministradoras en diferentes épocas, pero usualmente la unidad suministradora dominante se ha desarrollado *in situ* y es un componente de un *track generalizado* principal.

#### METODOLOGIA DE LA PANBIOGEOGRAFIA

La metodología de los análisis biogeográficos es básicamente sencilla: el primer paso consiste en confeccionar un mapa de distribución de los componentes disjuntos de grupos monofiléticos y la unión de las áreas de cada grupo por un *track*. Cuando los "tracks" que unen grupos hermanos coinciden repetidamente (vivos o fósiles) las líneas coincidentes marcan un *track generalizado* que presumiblemente une dos o más biotas correspondientes a fragmentos de una biota única ancestral.

Es en el momento de explicar los modelos observados cuando la Biogeografía llega a ser muy controvertida, especialmente en la actualidad cuando ha surgido el problema de varias interpretaciones básicas:

1. *Dispersión*. — que de hecho, los *track generalizados* son rutas de dispersión con episodios dispersivos altamente coordinados en organismos con propiedades biológicas muy diferentes, o rutas a lo largo de las cuales se han establecido migraciones coordinadas. Este punto de vista es mantenido por la *escuela de dispersionistas* a la que pertenecen Simpson, Mayr, Carlquist, etc.

2. *Vicariancia*. — que los *tracks generalizados* son el resultado de episodios que conducen a vicariancia subdividiendo una biota ancestral de distribución continua. Los principales defensores de esta interpretación son los *cladistas* tales como Nelson, Patterson, Rosen, etc. y también Croizat.

3. La tercera interpretación y a largo plazo probablemente la que permitirá alcanzar las más racionales conclusiones, sería el resultado de una combinación de las dos interpretaciones previas (dispersión y vicariancia) y como tal posibilidad ha sido propuesta por Savage (1982) e indirectamente por Bramwell (1972 y 1976).

Por desgracia una buena parte de la Biogeografía está todavía en gran medida en fase descriptiva o narrativa (Humphries 1981) y las interpretaciones se hacen simplemente trazando flechas que conectan las áreas fósiles más antiguas con las posteriores (cf. Sunding 1979), aún cuando tales interpretaciones no explican bien las distribuciones modernas como en el caso clásico del género *Nothofagus* (Humphries, 1981). Se necesita aplicar una metodología analítica más rigurosa que tome en consideración la geología histórica con la climatología y correlacionarlas asimismo con las distribuciones observadas de hecho.

Un problema más surge debido a que la Biogeografía no puede ser mejor que la taxonomía que necesariamente usa para la definición de los organismos y sus distribuciones. Si la taxonomía de los organismos que se estudian es incorrecta, entonces la Biogeografía también será errónea y de ello tenemos algunos ejemplos en la Biogeografía de Macaronesia.

## LAS ISLAS CANARIAS

Concretándonos en la flora de las Islas Canarias el estado de nuestro conocimiento se ha incrementado tremendamente en la última década, pero todavía necesitamos realizar un considerable volumen de investigación en los parientes continentales de las plantas canarias.

Hemos alcanzado el punto en donde conocemos mucho más sobre los organismos insulares que lo que sabemos sobre sus parientes africanos. Has-

ta que la investigación especialmente sobre el Este de Africa no experimente un gran avance, la Biogeografía de Macaronesia permanecerá como narrativa y puramente hipotética.

Por fortuna los trabajos recientes de citogenética y especialmente de palinología de las Rosaceas, Escrofulariaceas y Boraginaceas canarias —comparándolas con sus parientes continentales (Pérez de Paz, J. 1986; Pérez de Paz, J. & Roca Salinas, A. 1977; etc.)— han permitido la clarificación de algunos casos y éstos, unidos a otras situaciones ya estudiadas y bastante simples e incontrovertidas, indican que podemos comenzar a establecer varios *tracks generalizados* para esbozar la historia biogeográfica de la Flora Canaria.

Según varios autores (Meusel 1965; Bramwell 1972, 1976; Sunding 1979, etc.) la flora canaria deriva, a lo largo de varios períodos relativamente recientes de la historia de la tierra (del Paleógeno a la actualidad), de la flora del continente adyacente. Estos autores han propuesto las regiones del norte de Africa y el Mediterráneo Tetiano-Terciario como áreas suministradoras primarias y ahora hay indicaciones de *tracks generalizados* que lo confirman además de añadir un importante "track africano" en el escenario.

#### DISPERSION

Dando por sentado que aceptamos las recientes evidencias geológicas de que nunca ha existido un puente de tierra entre el archipiélago canario y el continente africano (Araña & Carracedo 1978-80; Schminke, 1976), tenemos entonces que considerar como componente principal en el origen de la flora canaria a la dispersión cruzando el mar. Aún en el caso de que las floras ancestrales suministradoras alcanzaran los puntos más occidentales del norte de Africa, todavía tendrían que atravesar varios centenares de kilómetros de mar para establecer enclaves en las Islas Canarias. La ausencia de puentes continentales elimina cualquier otra posibilidad que no sea una dispersión a larga distancia, por lo menos un mínimo de 100 kilómetros, para la llegada de especies vegetales a las islas.

El estudio de los tipos de dispersión de la flora endémica actual de las islas, confirma el probable papel de la dispersión a larga distancia.

Un estudio de los mecanismos de dispersión en la flora canaria fue originalmente realizado a comienzos de la década de 1960 por Kornelius Lems

(Lems 1960, 1961) y recientemente (Bramwell, ined.) hemos puesto al día este estudio tomando en consideración algunas observaciones de campo y las importantes contribuciones a los principios de la dispersión de plantas de Van der Pijl (Van der Pijl 1969), sobre la Biología de floras insulares de Carlquist (1974) y Bramwell y col. (1979). Basando la revisión tanto en los tipos de dispersión como en los estudios de evolución postcolonización (Aldridge 1979; Humphries, 1976; Pérez de Paz, P.L. 1978; Bramwell 1972, 1975, 1976) resulta que el número mínimo de introducciones necesarias para dar lugar a la presente flora endémica de angiospermas es ciento ochenta y seis (Bramwell, ined.) que dan una flora endémica actual de 470 especies canarias y 110 macaronésicas. Las 186 están distribuidas según la tabla adjunta (Fig. 1).

<i>Tipo de Dispersión</i>	<i>N.º de colonizadores originales</i>
Endozoócoras	63
Epizoócoras	35
Anemócoras	48
Hidroócoras	8
Microdiásporas (viento) e indeterminadas (probablemente endozoócoras)	32
	186

Figura 1: Distribución de los mecanismos de dispersión de los 186 colonizadores originales necesarios para la derivación de la flora endémica actual. (Según Bramwell, inédito).

*Epizoocoria:* Las endozoocoras y epizoocoras son todas probablemente dispersadas por aves (ornitocoras) y de las 35 epizoocoras algunas han sido introducidas por medio de semillas pegajosas (*Helianthemum*, *Plantago*, *Salvia*, etc.), por frutos espinosos o con cerdas ganchudas (p. ej. *Drusa*, *Pimpinella*, etc.) , o unidades de dispersión (diasporas) pegajosas tales como fragmentos de la inflorescencia como en *Bystropogon*, *Dicheranthus*, *Rubia*, *Forsskahlea*, etc. (Fig. 2). Incluidas en esta categoría están algunas especies con semillas pequeñas con diasporas aparentemente inadaptadas, las cuales se ha demostrado que se dispersan por medio del barro y la tierra adheridas a las patas y las plumas de las aves en otras regiones del mundo, p. ej. Cyperaceae, *Juncus*, etc. (Ridley 1930; Van der Pijl 1969).

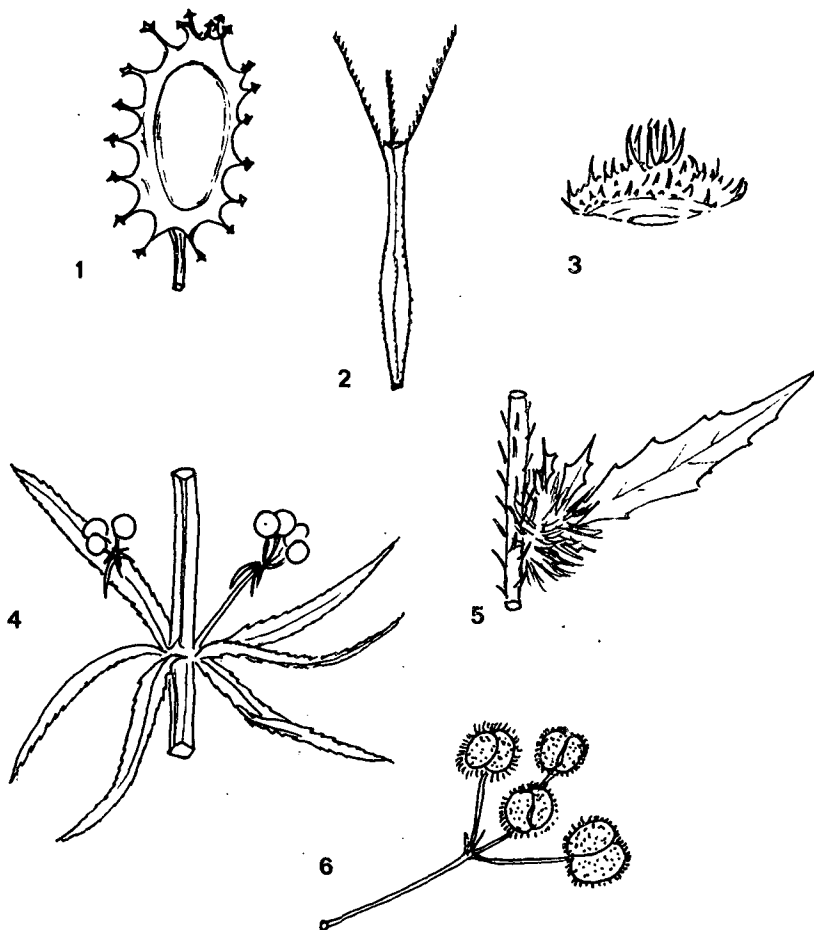


Figura 2: Ejemplos de especies canarias con dispersión por epizoochoria.

1. *Drusa*. 2. *Bidens*. 3. *Neurada*. 4. *Rubia*. 5. *Forsskahlea*. 6. *Galium*.

*Endozoocoria*: La dispersión por endozoocoria ha sido probablemente la de mayor éxito de todos los mecanismos de transporte de plantas hasta las islas Canarias — aparte de la realizada por el hombre — y alrededor de 63 de las 186 introducciones con éxito, han llegado por este medio. La mayoría de los árboles del bosque de laurisilva tienen grandes frutos comestibles con una semilla dura (*Laurus*, *Persea*, *Apollonias*, *Ocotea*, *Myrsine*, *Ilex*, *Sideroxylon*, etc.) y los destacados endemismos canarios como *Canarina canariensis*, *Bencomia caudata*, *Bosea yerbamora* y *Dracaena draco* pertenecen todos a este grupo (Fig. 3). La alta proporción de taxones de Leguminosas de semilla dura en la flora canaria probablemente sea también debida a su introducción original por aves (*Teline*, *Lotus*, *Spartocytisus*, *Adenocarpus*, *Dorycnium*, *Anagyris*, *Vicia*, etc.).

Muchos pequeños frutos y semillas secas forman parte de la dieta de las aves granívoras y aún teniendo en cuenta que la mayoría de ellos son destruidas por los procesos digestivos en la molleja y el estómago, Sagar & Harper (1961) han demostrado que en la mayoría de los casos sobrevive una pequeña proporción de las semillas. Según Van der Pijl (1969), Kempiski demostró que en el caso de las palomas y gallinas que se alimentan de semillas de *Lithospermum* y *Rumex* el 4% de las semillas atraviesan intactas el tracto digestivo y de éstas, el 25% fueron capaces de germinar.

En el clásico estudio de Ridley (1930) sobre dispersión de semillas, hay no menos de seis páginas dedicadas a ejemplos de este tipo; así sería un campo de estudio muy interesante el relacionar la flora y ornitofauna canaria. La dispersión por aves granívoras como los pinzones y las palomas probablemente ha contribuido en una proporción sustancial a la introducción en Canarias de géneros como *Silene*, *Lotus*, *Cheirolophus*, *Euphorbia*, *Crambe*, *Convolvulus*, etc.

*Anemocoria*: Varios tipos de semillas se dispersan por el viento y se ha demostrado que algunas son capaces de viajar a largas distancias (véase Van der Pijl, 1969) en particular las esporas y semillas diminutas a las que usualmente se les denomina microdiasporas. Estas diminutas semillas se dispersan en las capas superiores de las corrientes atmosféricas y existen muchos ejemplos conocidos de la distribución de helechos, orquídeas, etc. por este medio. Otras semillas pequeñas como las de Crassulaceas, *Cistus*, *Hypericum*, etc., tienen un tamaño tal que pueden dispersarse a grandes distancias por los vientos fuertes.

Otro segundo tipo de diáspora anemócora son las semillas plumosas como las de muchas Compuestas (*Sonchus*, *Senecio*, *Tolpis*, etc.) y Ascle-



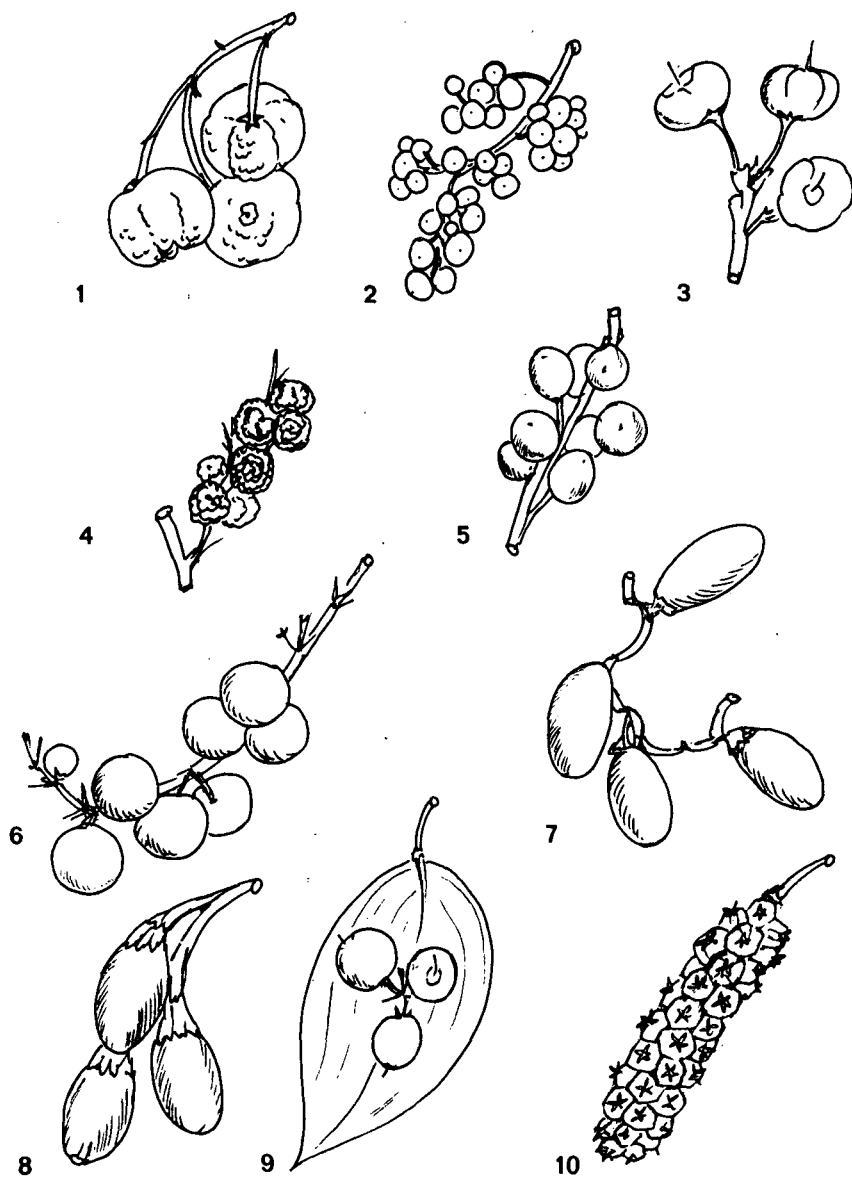


Figura 3: Ejemplos de especies canarias dispersadas por endozooecoria.

1. *Arbutus*. 2. *Bosea*. 3. *Heberdenia*. 4. *Myrica*. 5. *Illex*. 6. *Dracaena*. 7. *Phoenix*.
8. *Persea*. 9. *Semele*. 10. *Bencomia*.

piadaceas como *Ceropegia*, *Caralluma* y *Periploca*. De acuerdo con Van der Pijl (1969) este tipo de dispersión es bastante raro en las especies habitantes de bosques y mucho más frecuente en especies de hábitats abiertos, sugiriendo que quizás los ancestros originales de las actuales especies canarias de *Senecio* y *Sonchus* del bosque de laurisilva no fueron de hecho especies de bosque, sino que estos géneros han entrado en este hábitat como resultado de la radiación adaptativa postcolonización.

Las semillas aladas forman el tercer grupo principal de las anemócoras. Estas son semillas aplastadas en alguna medida o provistas de alas para planear sobre considerables distancias. Semillas por ejemplo de *Marcetella moquiniana* (Fig. 4) pueden dispersarse a varios kilómetros de distancia por este método y otras numerosas pequeñas semillas aplastadas como las de algunas Crucíferas (*Parolinia*, *Descurainia*, *Erysimum*) probablemente actúan como diminutos propágulos mediante el viento. Otros como *Echium* y *Limonium* retienen el calix expandido en la madurez el cual también actúa como un ala para la dispersión.

*Hidrocoria*: Algunas plantas costeras y halofitas se dispersan por flotación en agua del mar. Tanto Ridley (1930) como Van der Pijl (1969), han discutido extensamente sobre la viabilidad de las semillas después de la inmersión en agua de mar y han demostrado que aún después de un largo período en tal medio las semillas de algunas especies permanecen viables mientras otras que parecen estar bien adaptadas para la flotabilidad, mueren totalmente.

Es probable que los ancestros de unas ocho especies de endemismos canarios o macaronésicos hayan llegado por flotación a las islas, incluyendo a *Beta*, *Zygophyllum* y quizás, *Pancratium*. Una de las plantas mejor adaptadas parecería ser la halofita costera *Astydamia latifolia* con su pericarpo acorchado y E. Barquin (com. pers.) asegura que esta puede mantener su viabilidad después de flotar en agua marina por largos períodos de tiempo pero de hecho, uno de los puntos más importantes puesto de manifiesto en esta revisión de los tipos de dispersión es el volumen de investigación que se podría realizar de forma sencilla sobre este aspecto de la biología de las plantas en Canarias.

#### TIPOS DE DISPERSION INDETERMINADOS

Dansereau & Lems (1957) describieron semillas "caracterizadas principalmente por su falta de adaptaciones dispersivas manifiestas" dándoles el nombre de esclerócoras a las cuales Lems (1960) consideró posteriormente

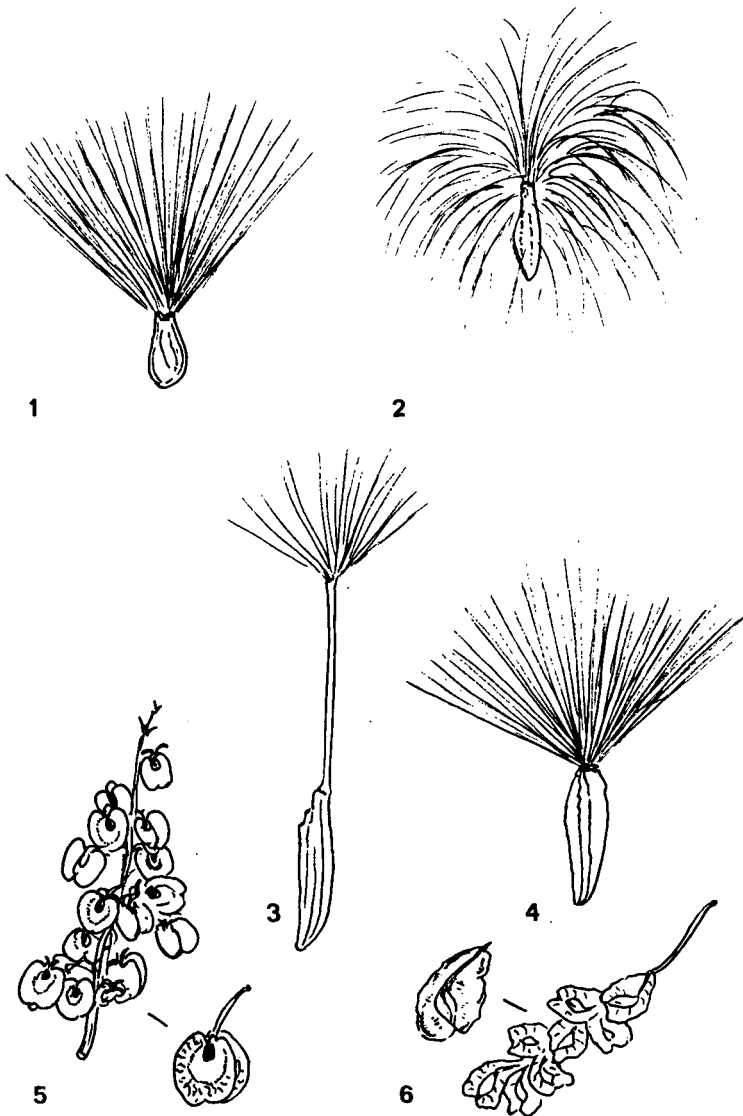


Figura 4: Ejemplos de especies canarias adaptadas a la dispersión por viento (anemocoria).  
1. *Ceropogia*. 2. *Kleinia*. 3. *Taraxacum*. 4. *Sonchus*. 5. *Rumex*. 6. *Marcetella*.

como no encasillables en ningún tipo de dispersión. En el presente estudio alrededor de 32 especies tienen diásporas de este tipo.

Sin embargo, aunque ellas no muestran ninguna adaptación dispersiva positiva, es probable que la mayoría sean dispersadas accidentalmente por aves epi-, o endozoocoramente, adheridas con el barro o como parte de la dieta de pequeños pájaros granívoros, o bien como "microdiásporas" transportadas por el viento con ocasión de tormentas o del siroco.

#### ORIGEN DE LA FLORA CANARIA

Es probable que la inmensa mayoría de los endemismos deban su origen a alguna forma de *dispersión a larga distancia* sobre una barrera oceánica entre el continente y las islas. Sin embargo, se debe dar énfasis a que la *dispersión a larga distancia* es un proceso accidental, un evento fortuito excepcional, el cual conduce al establecimiento de floras disarmónicas (Carlquist 1965, 1974; Ehrendorfer 1978) que pierden algunos de los principales elementos encontrados en sus más cercanas fuentes de origen.

También se debe señalar que tomando como edad media estimada para las islas Canarias más antiguas, alrededor de los 15 millones de años (Araña y Carracedo, 1978-80) y dado que la flora endémica actual puede derivarse de 186 introducciones, se deduce que ella ha requerido el episodio de la dispersión y establecimiento solo una vez cada 80.000 años, una posibilidad que parece estar dentro de la probabilidad estadística.

Un punto más que emerge de este análisis es la cuestión de la disarmonía. Aún a pesar de que una rica flora tropical o subtropical pudo haber ocupado alguna vez las masas continentales adyacentes a Canarias, es obvio que la barrera marina debe haber actuado como un importante filtro que ha limitado estrictamente el número de especies que han arribado a las islas. Este filtro es tanto físico (distancia) como biológico en el sentido de que el principal factor limitante es primero la capacidad de las diásporas de especies individuales para ser transportadas sobre tal barrera y segundo, el que permanezca viable y sea capaz de establecer nuevas colonias de plantas después de atravesar la barrera.

## RELACIONES DE LA FLORA CANARIA

Ahora la pregunta más pertinente es: ¿Cuál es la relación histórica entre la flora canaria y las de sus posibles áreas suministradoras continentales adyacentes? Para contestar a esta cuestión son útiles varias fuentes de datos, la información sobre fósiles de plantas canarias en la región mediterránea publicada por Saporta (op. div.), Depape (1922), Andreanszky (1968), etc. fue resumida por Bramwell (1976) y Sunding (1979) y es suficiente decir que se establece una unión directa entre la flora moderna de Macaronesia y la Flora de las costas norteñas del Mar Tetis en la región Tetiana-Terciaria en el Plioceno hace unos 8 millones de años. Recientemente Ferguson (1974) en un estudio anatómico de las especies de *Laurus* fósiles y vivientes de ambas áreas, ha demostrado que las dos especies hermanas vivientes, *Laurus azorica* y *Laurus nobilis*, de la región macaronésica y mediterránea respectivamente son vicariantes derivadas de la especie fósil Tetiana-Terciaria *Laurus abchasica*. En la terminología moderna es posible establecer un track generalizado Tetiano-Terciario basado en los fósiles tetianos y las especies del moderno bosque de laurisilva macaronésico. Este track se refuerza al añadir especies modernas de distribución Macaronésica-Mediterránea como *Laurus nobilis*, *Myrica faya*, *Laurocerasus lusitanica*, *Culcita macrocarpa*, etc. Según Raven & Axelrod (1974) algunas de estas plantas Tetiano-Terciarias deben de ser en realidad muy antiguas y componentes de floras aún más viejas que debieron existir en las áreas continentales de al menos la última parte del período Cretácico y a través del Terciario. Esta flora conecta a la norteamericana Madro-Terciaria con la Tetiana y debe su distribución al hecho de constituir una flora macrocontinental, la cual se conformó antes de la separación total de las placas tectónicas americanas y europeas a finales del Cretácico. Ejemplos de géneros que debieron formar parte de esta flora, existente al final del Cretácico, son *Persea*, *Arbutus*, *Myrica*, *Juniperus*, *Clethra*, *Rhamnus*, *Smilax*, *Viburnum*, *Ilex*, *Ocotea*, *Pistacia*, *Cneorum* s.l., etc. Raven & Axelrod (1974) sugieren que el intercambio entre el continente norteamericano y el europeo en latitudes de clima cálido tuvo lugar antes del comienzo del Eoceno.

## RELACIONES CON LA FLORA AFRICANA

Mucho más difícil de resolver y quizás mucho más necesitado de estudio inmediato, sean los parentescos entre otros elementos de la flora canaria y la historia de las floras del continente africano y aquí es donde los métodos e ideas modernas de la Biogeografía pueden tener la máxima importancia para dilucidar los orígenes de la Flora de las islas Canarias. Raven & Axelrod (1974)

consideran la flora africana moderna como depauperada, en el sentido de que ha sido diezmada por los períodos recientes de sequedad (post-Terciarios) que han causado extinciones masivas. La existencia de floras relicticas, más ricas en las áreas marginales de Africa, Región del Cabo, Madagascar, Macaronesia, etc. y también en algunas áreas afromontanas, se citan como evidencia para sostener esta hipótesis. Desde luego, es de gran interés el análisis de estas áreas relicticas para comprender la flora macaronésica. Dejando a un lado Madagascar donde las relaciones con Macaronesia son muy limitadas (*Sideroxylon* y algunas especies de helechos), el estudio de la flora endémica canaria comparada con la africana da resultados bastante interesantes.

Quezel (1978) discutió la fitogeografía de Africa del Norte y propuso una serie de rutas de migración para las floras del Plioceno y Pleistoceno que coinciden acentuadamente con los principales "tracks africanos" propuestos por Croizat en su Panbiogeografía (Croizat 1958, 1968). Al trazar en un mapa la distribución de numerosas especies canarias y sus parientes africanos se revela una serie de *tracks individuales* componentes de un "track generalizado" africano que coincide con uno de los principales tracks de Croizat y las rutas de Quezel.

#### *Ejemplos de tracks individuales de endemismos canarios y sus parientes africanos.*

En los últimos años ha habido una concepción errónea del parentesco de muchas especies Macaronésicas y así, taxones herbáceos, varios de ellos de tipo mala hierba, de Europa y la región mediterránea han sido considerados como los parientes más cercanos de los taxones insulares (Carlquist 1965, 1974).

Un estudio de los posibles parientes de las plantas canarias en Africa y la región Saharo-síndica (Bramwell, ined.) demuestra claramente que la inmensa mayoría de los endemismos canarios tienen supuestos parientes leñosos en una o en ambas regiones y pronto se publicará un catálogo de estos con el fin de constituir la base de los futuros estudios biogeográficos. Los ejemplos abajo citados son tomados de grupos que han sido revisados taxonómicamente en fecha relativamente reciente.

#### *Componentes del Track Africano*

*Hypericum*: La sección *Campylosporus* de este género se considera como la más primitiva (Robson 1977) y está confinada a regiones montañosas del Este y Sureste de Africa con tres enclaves en Africa del Oeste. Según Robson,

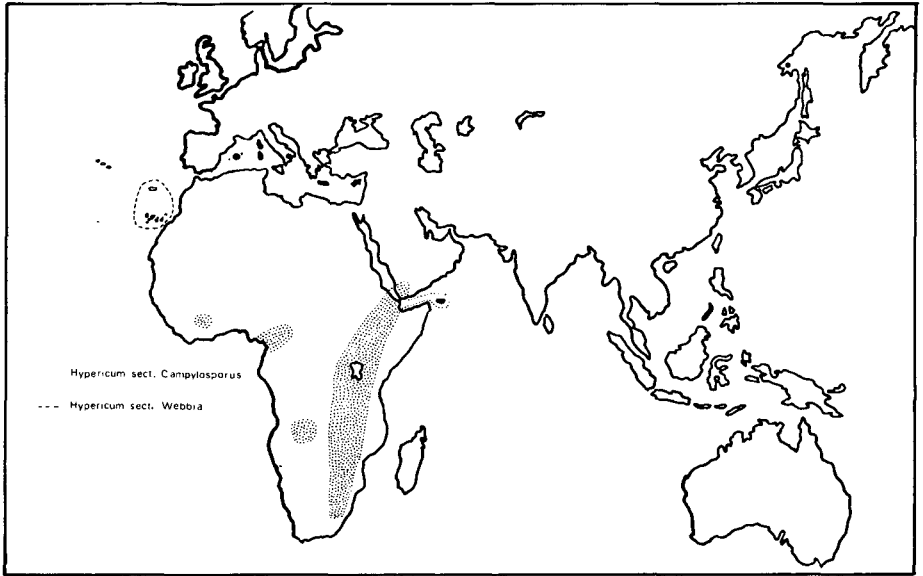


Figura 5: Distribución del género *Hypericum* sect. *Webbia* y sect. *Campyloporus*.

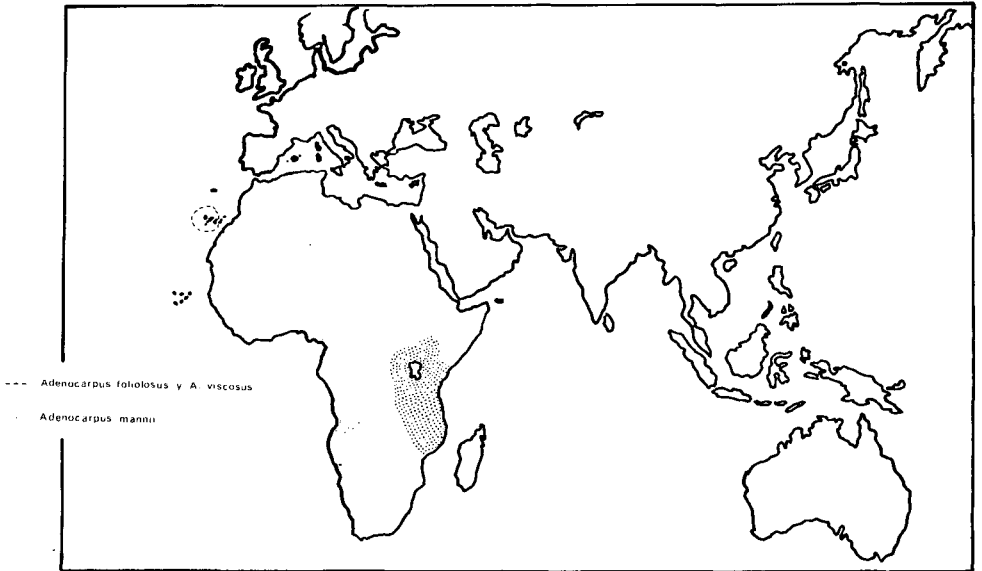


Figura 6: Distribución de *Adenocarpus* en Canarias y Africa.

entre los parientes más cercanos de la sección *Campylosporus* está la sección *Webbia* que es endémica de Macaronesia. El modelo de distribución o *track individual* encaja perfectamente con las "rutas terciarias" de Quezel (1978), (Fig. 5).

*Adenocarpus*: Según Gibbs (1967) la especie africana *Adenocarpus mannii* posee las características más primitivas del género. Su distribución es estrechamente paralela a la de *Hypericum* sect. *Campylosporus* (Fig. 6) y las tres especies canarias (*A. foliolosus*, *A. viscosus* y *A. ombriosus*) están estrechamente emparentadas con *A. mannii* (Gibbs, 1967).

*Micromeria*: Este género sigue el mismo modelo que los anteriores en Africa, por ejemplo con *M. biflora* ampliamente distribuida en Africa del Este (Pérez de Paz, P.L., 1978), y una concentración de endemismos resultante de una radiación adaptativa insular en Canarias (Fig. 7).

*Canarina*: El *track individual* de *Canarina* siguiendo el estudio de Hedberg (1961) aparece en casi todos los estudios biogeográficos de las Islas Canarias, pero en la realidad *Canarina* es solo uno de varios géneros o parejas de géneros vicariantes, relacionados con un *track componente* del Este de Africa, (Fig. 8).

*Parolinia*: *Parolinia* es un género endémico canario (Bramwell 1970) con su pariente más cercano *Diceratella* en Africa del Este, con un pequeño enclave en el Suroeste de Irán y otro en la isla de Socotora (Jonsell 1978, 1979). El modelo básico de distribución es similar a *Canarina* (Fig. 9).

*Aeonium*: Este es otro ejemplo clásico de distribución disjunta para los biogeógrafos canarios (Bramwell 1972). El grupo de al menos dos especies de Africa del Este se extiende desde Somalia hasta la parte Sur de la Península Arábiga y el grupo macaronésico desde Madeira hasta las islas de Cabo Verde (Fig. 10). La especie de Cabo Verde, *Aeonium gorgoneum*, está mucho más emparentada con los taxones de Africa del Este que con cualquiera de las especies de Canarias y los taxones Cabo Verde/Este de Africa (*A. gorgoneum*, *A. leucoblepharum* s.l.) son los que reúnen más caracteres plesiomórficos y son probablemente los más primitivos dentro del género.

*Tolpis*: Este género, representado en Macaronesia por una serie de especies endémicas perennes también tiene especies similares en la zona montañosa del Este de Africa demostrando un *track individual* parecido al de *Canarina* y *Aeonium* (Fig. 11).



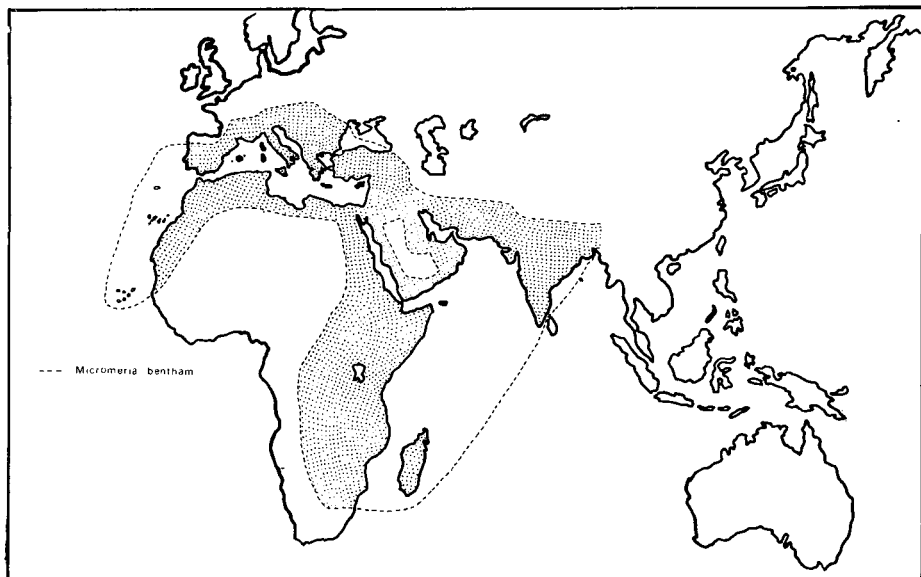


Figura 7: Distribución del género *Micromeria* en Africa, el Mediterráneo y Oriente Medio.

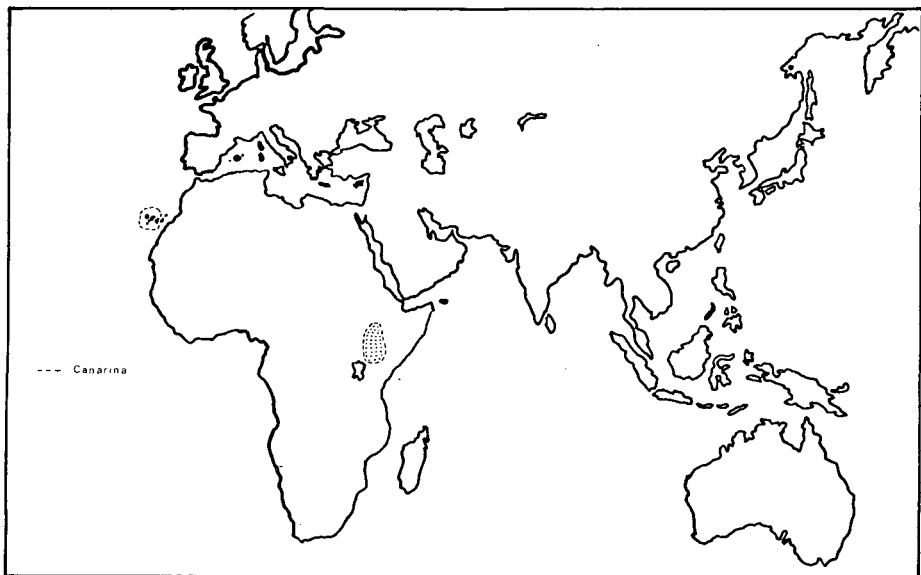


Figura 8: Distribución del género *Canarina*.

*Prenanthes*: *Prenanthes pendula*, endemismo de la Isla de Gran Canaria, ha sido considerado previamente como una especie leñosa secundaria, emparentada con taxones herbáceos mediterráneos (cf. Carlquist, 1974) pero *P. subpeltata* de África del Este es una liana robusta al menos con un parecido superficial al endemismo canario y es una posible disjunción importante del "modelo" *Canarina* que requiere más estudio; no obstante puede formar parte de un *track componente* con *Canarina*, *Tolpis*, *Aeonium*, etc. (Fig. 11).

*Dracaena*: El grupo de especies semidesérticas del tipo de *Dracaena draco* muestra un modelo de distribución disjunta mayor que el de *Canarina* (Sunding, 1978). *D. draco* está confinada a Macaronesia (Madeira, Canarias e Islas de Cabo Verde); hay tres especies en la costa africana del Mar Rojo (*D. schizantha*, *D. ombert*) y en la isla de Socotora (*D. cinnabari*) y una cuarta especie del grupo africano, *D. ellebeckiana*, que se encuentra en Kenia (Fig. 12).

*Ceropegia*: Las especies de *Ceropegia* de las Islas Canarias pertenecen a la sección *Sarcodactylus* y la única especie de esta sección fuera de Canarias es *C. rupicola* que está confinada al extremo suroeste de la Península Arábiga (Fig. 13), un *track individual* parcialmente coincidente con *Dracaena* y *Aeonium*.

*Euphorbia balsamifera*: El modelo de *Ceropegia* se repite, con un pequeño enclave en el Noroeste de África (ssp. *rogeri*), con *E. balsamifera* ssp. *balsamifera* en Canarias y *E. balsamifera* ssp. *adenensis* en el Sur de Arabia (Fig. 14).

*Euphorbia*: Aparte de *Euphorbia balsamifera*, el grupo de *E. handiensis* muestra un modelo similar. *E. handiensis* es un endemismo de la región sur de Jandía en la isla de Fuerteventura y de sus dos parientes más cercanos *E. echinus* (incluyendo *E. officinarium* y *E. beaumierana* se encuentran solo en el enclave Macaronésico de la costa occidental de Marruecos y *E. fruticosa* es endémica del ángulo suroeste de la Península Arábiga. El grupo también tiene relaciones con la flora del Cabo de Sudáfrica vía *E. phillipsiae* de Somalia, así como *E. dinteri* y *E. virosa* de Namibia y provincia del Cabo respectivamente (Fig. 15). El grupo de *E. canariensis* de la sección *Diacanthium* está ampliamente distribuido en casi todas las regiones africanas no desérticas o de bosque tropical húmedo. El pariente más cercano de *E. canariensis* probablemente sea, sin embargo, *E. avismontana* la cual está ampliamente distribuida en África del Sur y Suroeste (Fig. 16).

*Campylanthus*: Miller (1980) en su revisión del género *Campylanthus*, indica que hay dos centros de distribución del género, Canarias y Cabo Verde por

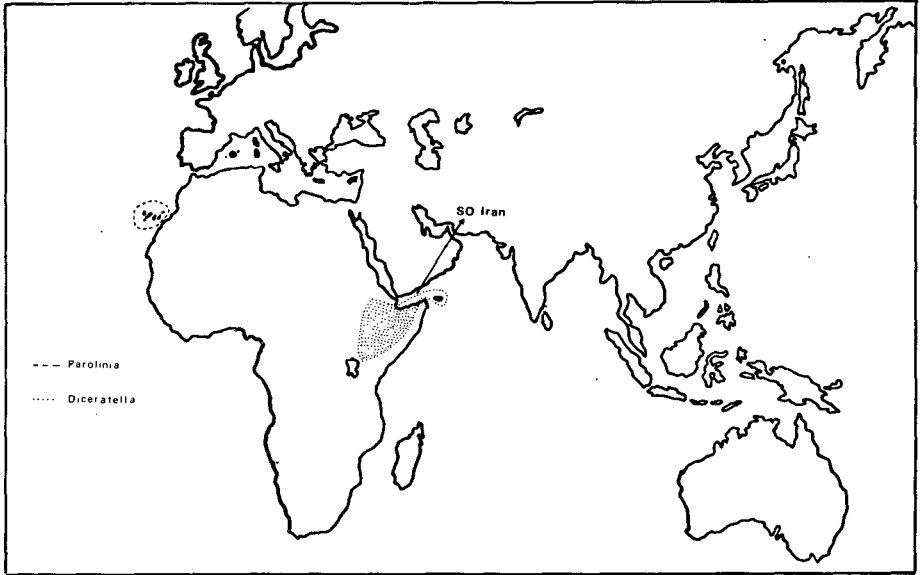


Figura 9: Distribución de los géneros *Parolinia* y *Diceratella*.

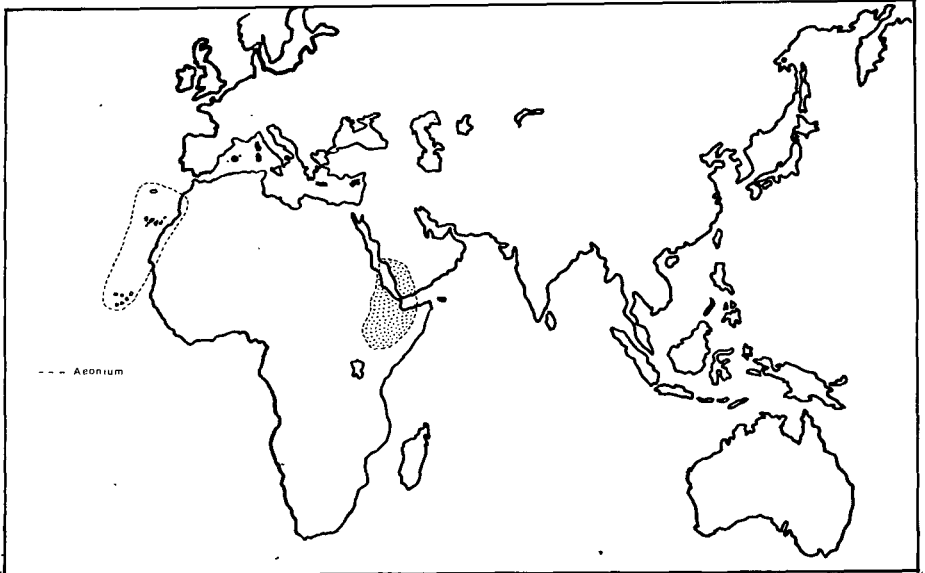


Figura 10: Distribución del género *Aeonium*.

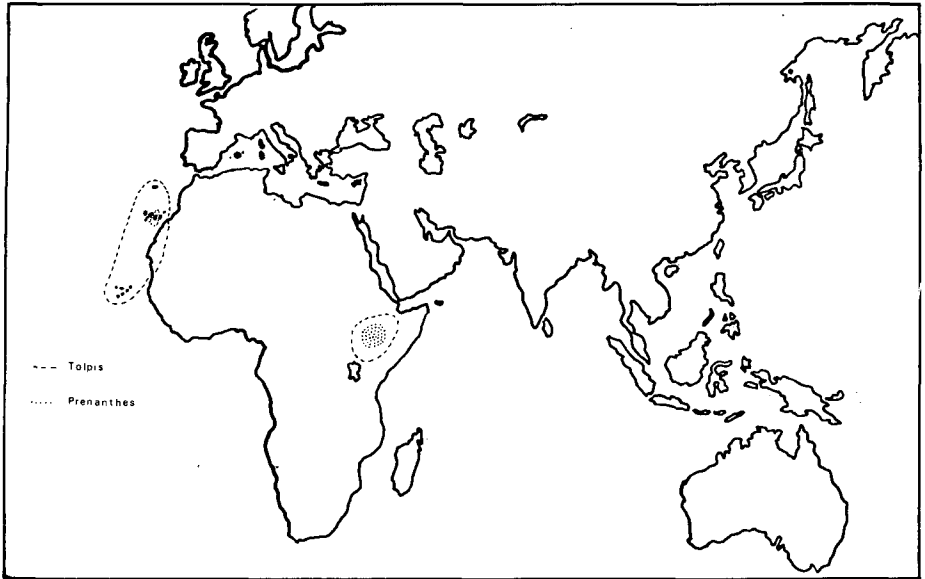


Figura 11: Distribución de los géneros *Prenanthes* y *Tolpis* (excluido *Tolpis barbata* s.l.) en Africa

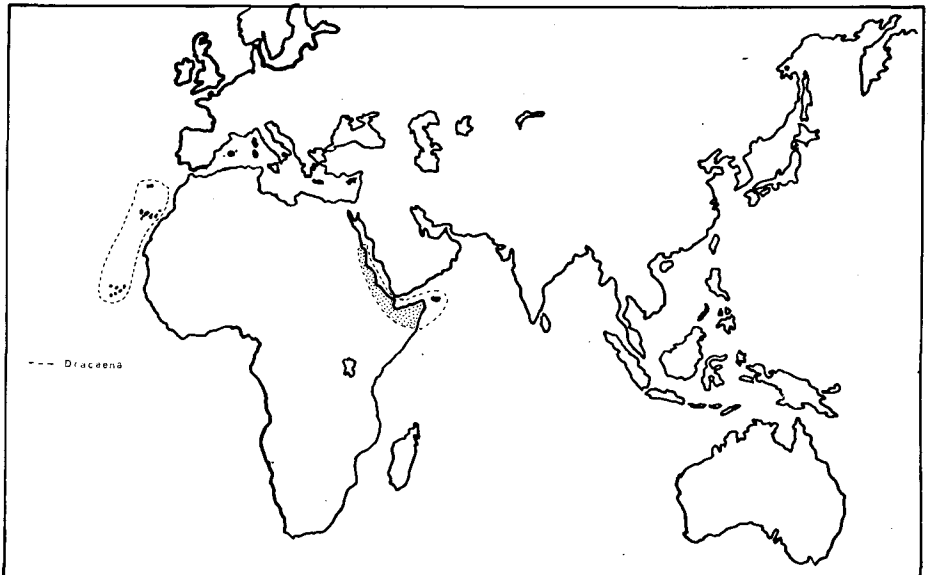


Figura 12: Distribución del género *Dracaena* en el Norte de Africa.

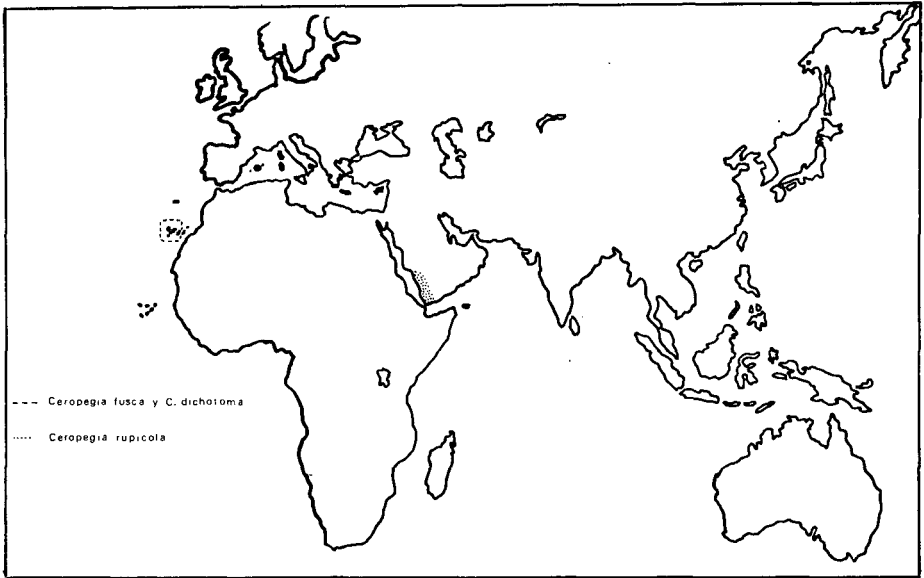


Figura 13: Distribución de *Ceropogia* sect. *Sarcodactylus*.

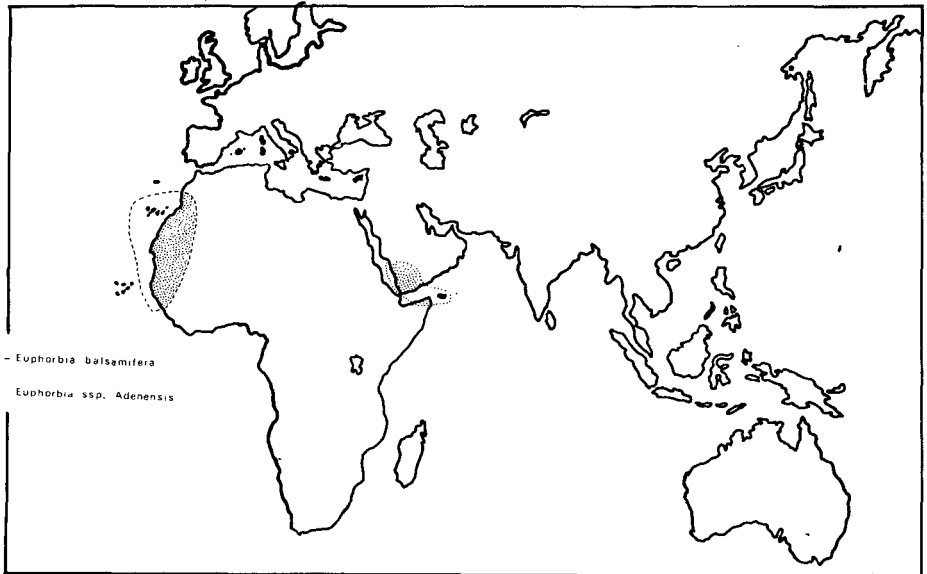


Figura 14: Distribución de *Euphorbia balsamifera*.

una parte y el Este de Africa y Arabia por otra; este modelo es similar a *Aeonium*, *Ceropegia* y *Euphorbia*. (Fig. 17).

*Drusa*: *Drusa glandulosa*, originalmente considerada como endemismo macaronésico (Canarias y Madeira) fue descubierta recientemente en Somalia (Hedge & Miller 1977) y está también citada para Marruecos y por consiguiente tiene un *track individual parecido a los de Euphorbia, Campylanthus y Aeonium*.

*Justicia*: El endemismo canario *Justicia hyssopifolia* tiene sus parientes más cercanos en la región del Cabo de Sudáfrica especialmente *J. cuneata* que originalmente fue considerada como la misma especie. La disjunción entre la región macaronésica y la del Cabo se encuentra en varios otros endemismos macaronésicos importantes como *Sutera* con *S. canariensis*, un endemismo de Gran Canaria, que es una de las escasas especies del género encontradas fuera de la región del Cabo (Fig. 18).

*Phyllis*: Este es un género macaronésico que solo se encuentra en rocas húmedas de los bosques y laderas de las Canarias occidentales y Madeira. De acuerdo con los estudios más recientes (Mendoza-Heuer, 1972 y C. Puff, 1982) sus parientes más cercanos son *Galopina de Sudáfrica* y *Anthospermum* el cual tiene su centro principal en Sudáfrica pero llega más al Norte tanto por el borde Este de Africa como por el Oeste (Fig. 19).

*Erica arborea*: Tanto Hedberg (1961) como Croizat (1968) han prestado atención a la importancia de *Erica arborea* en la interpretación de la biogeografía africana. La existencia de relictos de la especie en las montañas del Sáhara (Tibesti, Ahaggar) y su presencia en Africa del Este y en el Oeste del Mediterráneo y Macaronesia unido con la presencia de fósiles en localidades del Neógeno del Sáhara sugiere que fue un importante componente de la flora pre-desértica de aquella región y suministra uno de los más completos componentes del *track* conectando el Africa austral y la región Afro-montana (del Este de Africa) con Macaronésica y la región Mediterránea (Fig. 20).

*Olea*: El status taxonómico de las especies macaronésicas de *Olea* no está claro y se ha sugerido (Mazzolani & Altamura Betti, 1978; 1979) probablemente con mucha razón, que los taxones nativos de Madeira e islas Canarias, *O. europaea* ssp. *maderensis* y ssp. *cerasiformis* respectivamente, están más estrechamente emparentados con *O. africana* y *O. laperrinii* que con *O. europaea*. Si esto es así, entonces *Olea africana* s.l. sigue un *track* similar al de *Erica arborea* desde el Africa austral cruzando el Sáhara hasta Macaronesia (Fig. 21).

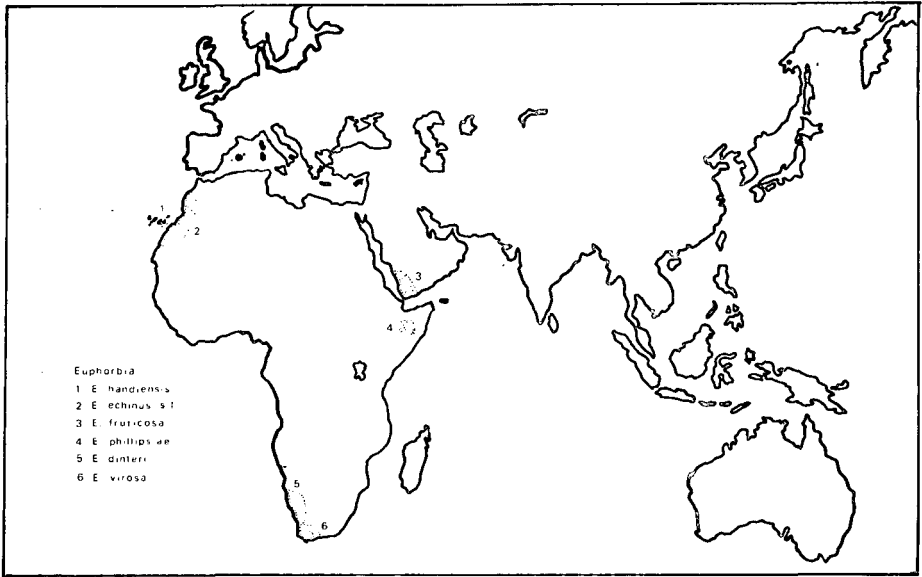


Figura 15: Distribución de euforbias parientes de *Euphorbia handiensis*.

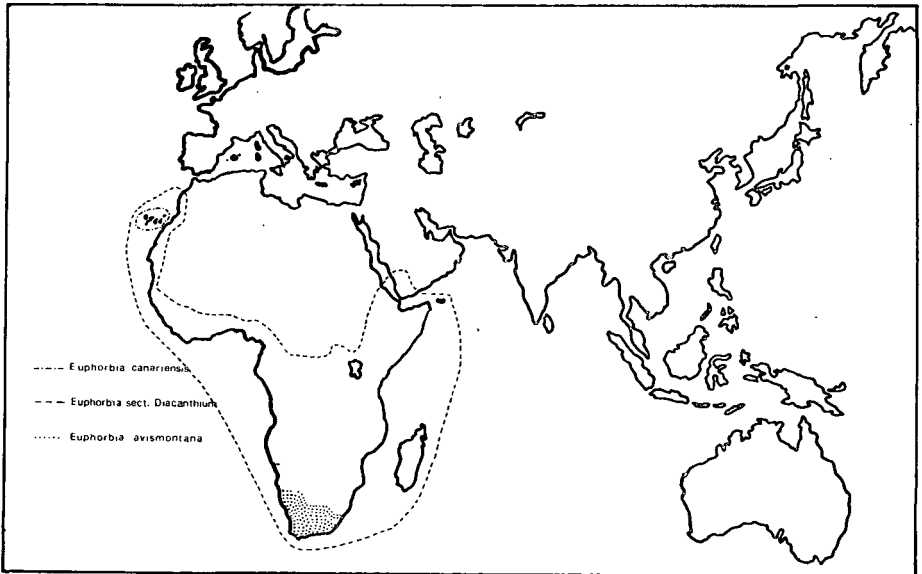


Figura 16: Distribución del género *Euphorbia* sect. *Diacanthium*.

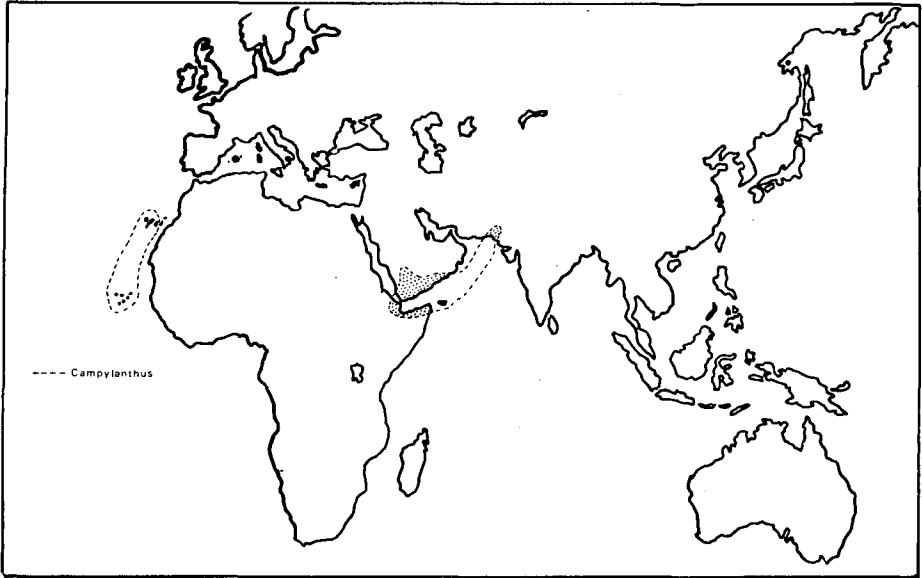


Figura 17: Distribución del género *Campylanthus*.

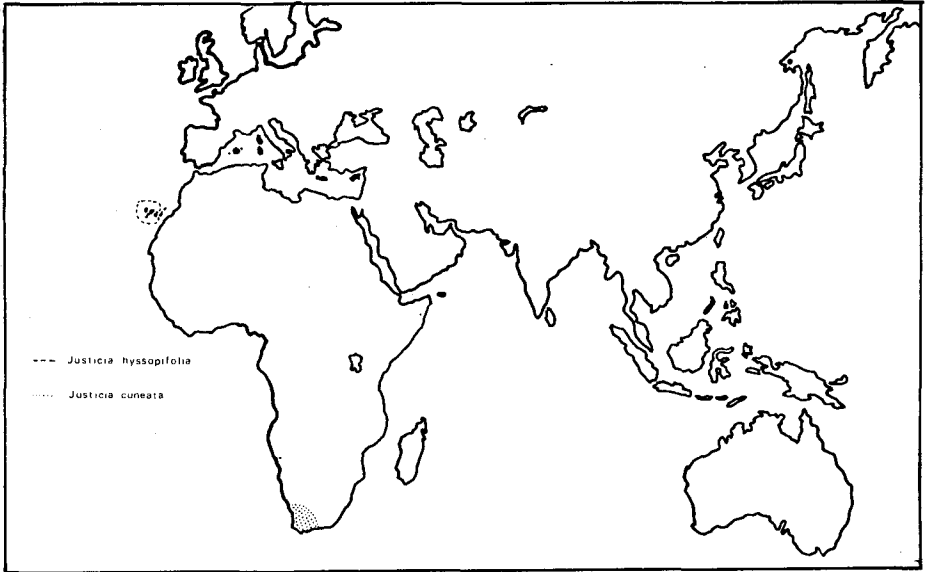


Figura 18: Distribución de *Justicia hyssopifolia* y *Justicia cuneata*.



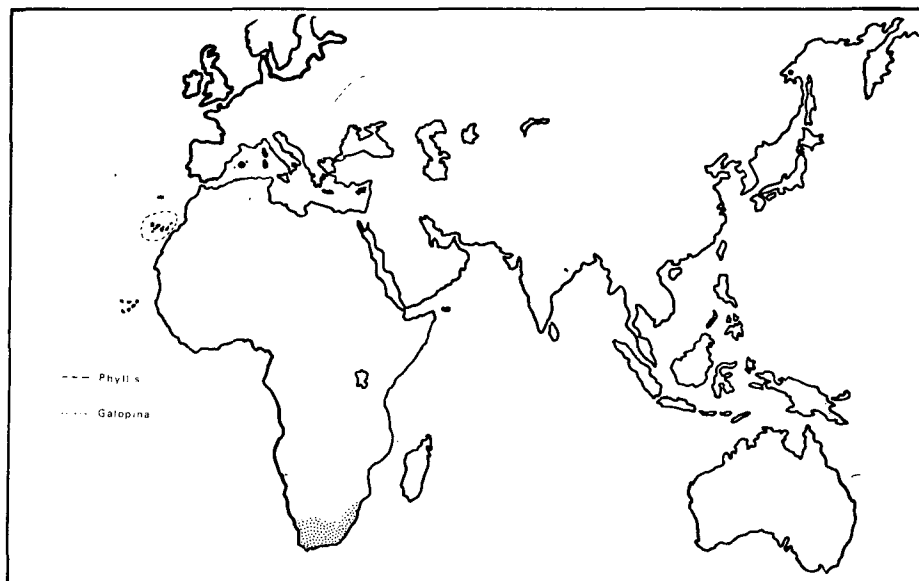


Figura 19: Distribución de los géneros *Phyllis* y *Galopina*.

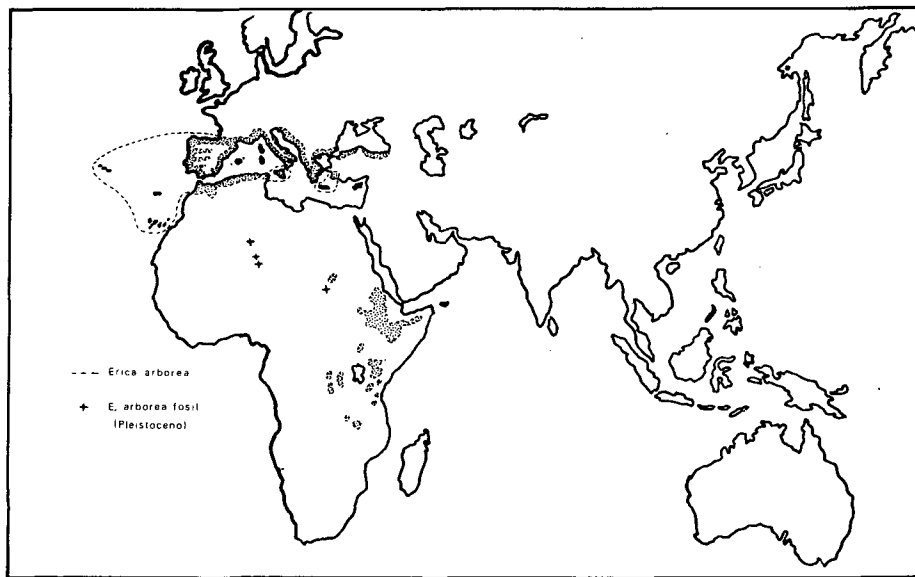


Figura 20: Distribución de *Erica arborea*.

*Bencomia*, *Marcetella*, *Dendriopoterium*: *Bencomia* y sus parientes en Macaronesia, *Marcetella* y *Dendriopoterium*, pertenecen a la tribu *Poteriæ* (*Sanguisorbeae*) de la familia Rosaceas. Raven & Axelrod (1974) mantienen que esta tribu es primitiva y puede haberse dispersado entre Africa y Sudamérica al final del Cretácico o a principios del Terciario (Paleoceno) cuando los continentes estaban todavía más cercanos.

Un estudio preliminar del polen de *Bencomia* y sus parientes Macaronésicos y Africanos (*Hagenia*, *Cliffortia*, etc.) muestra que el árbol de Africa del Este *Hagenia abyssinica* es probablemente la especie menos avanzada del grupo y los géneros arbustivos de Africa (*Cliffortia*), Sudamérica (*Polylepis*) y Macaronesia (*Bencomia*, etc.) muestran todas más o menos el mismo nivel de evolución, ligeramente más avanzado que *Hagenia*. El género *Sarcopoterium* del Mediterráneo es puente entre este grupo y el género boreal *Sanguisorba* que es palinológicamente bastante más avanzado y generalmente herbáceo (Pérez de Paz, J. 1986). Esto sugiere otra vez la existencia de un track entre Africa del Este y Macaronesia del tipo de *Erica* y *Olea* (Fig. 22).

*Echium*: El género *Echium* consiste en dos grupos principales de especies; los taxones leñosos de Macaronesia y los herbáceos principalmente de la región Mediterránea. Estudios recientes y todavía incompletos del tipo de indumento y del polen de *Echium* géneros relacionados (Pérez de Paz, J. en prep.) han demostrado que el género *Lobostemon* del Sur y Sureste de Africa (incluido originalmente por varios autores entre ellos Linnaeus en el género *Echium*) es muy cercano a las especies macaronésicas de *Echium*. Tienen un habito leñoso, corolas más o menos regulares como por ejemplo *Echium decaisnei* y *E. simplex* y un espectro de tipos de indumento muy similar a las especies canarias de *Echium*. Un primer estudio indica que también palinológicamente las especies macaronésicas de *Echium* parecen ser mucho más similares y representan el mismo grado de evolución que *Lobostemon* pero son menos avanzadas cuando son comparadas con las especies mediterráneas de *Echium* (Fig. 23).

*Crambe*: También el género *Crambe* demuestra un modelo de distribución con centros en Macaronesia (sección *Dendrocrambe* en Canarias y Madeira) y Africa del Este (*Crambe abyssinica*, *C. kilimandscharica*) y la relación entre los dos grupos de especies es similar a lo expuesto para el género *Bencomia* y para *Echium* (Pérez de Paz, J. 1982, y en prensa).

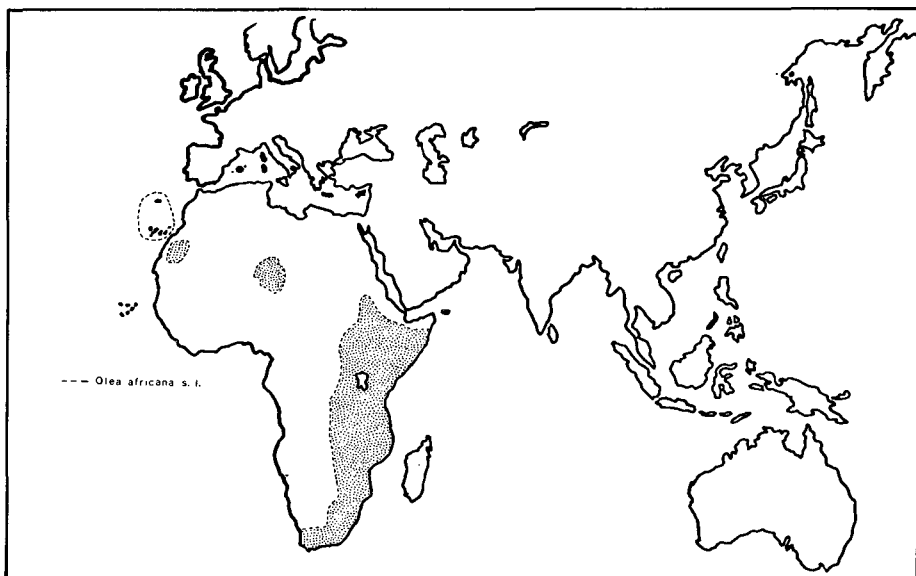


Figura 21: Distribución de *Olea africana sensu lato*. Incluye *Olea laperrini* Batt. et Tr., *Olea chrysophylla*, *Olea europaea* ssp. *cerasiformis* y *O. europaea* ssp. *maderensis*.



Figura 22: Distribución de Rosáceas leñosas del grupo *Poteriae*.

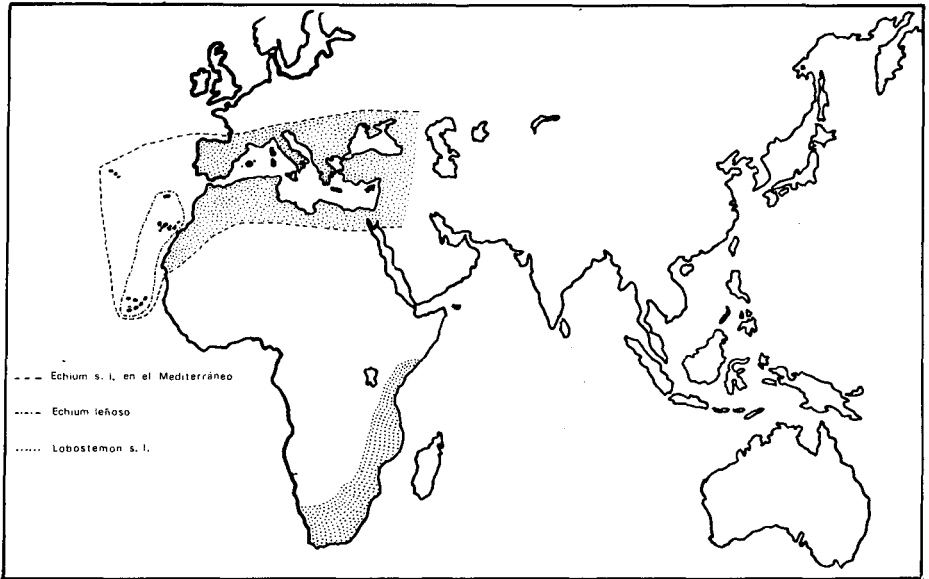


Figura 23: Distribución de *Echium* y *Lobostemon s.l.*

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los tres tipos de generalizaciones o conclusiones que pueden surgir a través del análisis biogeográfico (panbiogeográfico) fueron indicados anteriormente. La primera, que los tracks individuales pueden ser concordantes, que la existencia de un modelo común se demuestra aquí por los ejemplos citados y sugiere la presencia de un track generalizado uniendo Africa Austral, Africa del Este y, a través del Sáhara, Macaronesia y la región Mediterránea. Este track puede ser denominado "el track generalizado pre-sahariano". El "track pre-sahariano" coincide en muchos puntos con las "rutas" delimitadas por Quezel (1978) (Fig. 24) y con la "Rand Flora" de Le Brun (1947) especialmente aceptando las interpretaciones y redefiniciones de este hecho por Quezel.

La segunda conclusión es que algunos componentes del "track generalizado" están formados por conjuntos nudo ("componentes del track") y estos pueden ser identificados por el análisis panbiogeográfico; ellos muestran los límites de las biotas modernas supervivientes caracterizadas por su alto grado

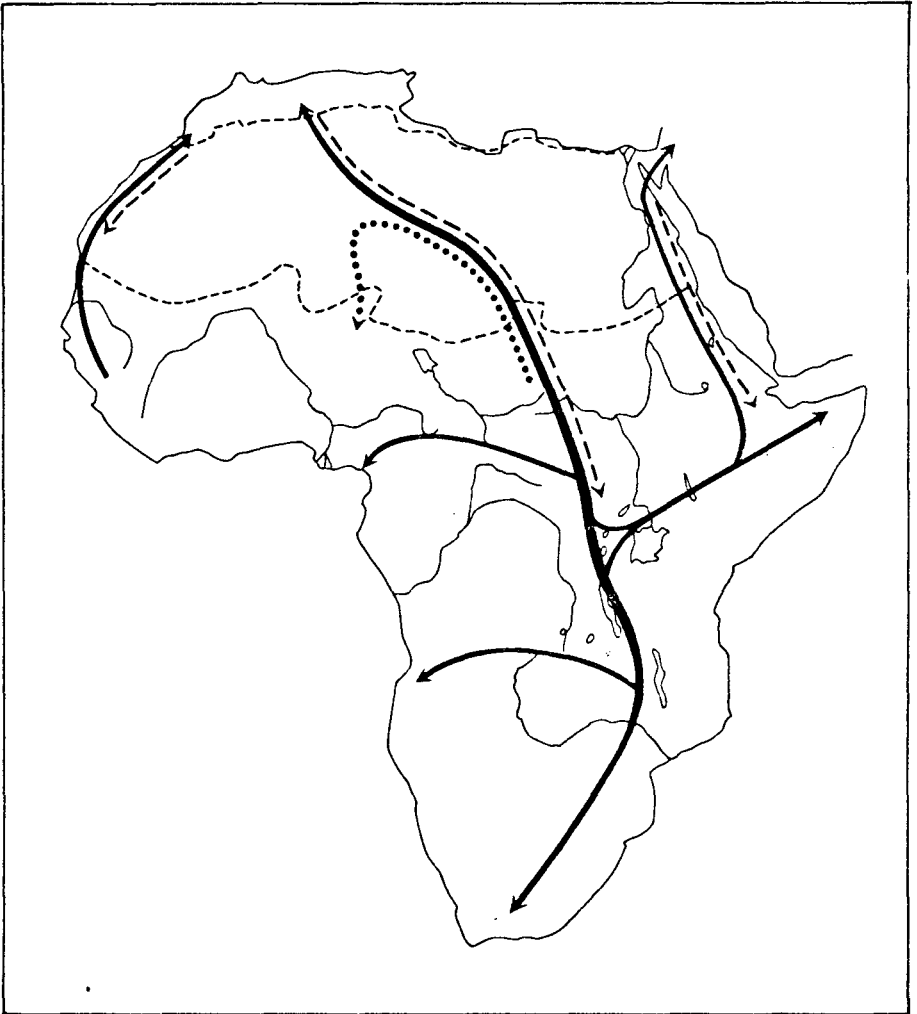


Figura 24: Rutas de migración de la Era Terciaria (según Quezel, 1978).

de endemismos. En este estudio se demuestra que estas biotas relictos, que pueden ser interpretadas como componentes de la "Flora del Rand", persisten principalmente en la Región del Cabo de Sudáfrica, las zonas altas de África del Este y Macaronesia.

El tercer punto general es la identificación de las unidades suministradoras para estos biotas relictos. A la vista de la actual distribución relictica, parece que la "Flora del Rand" estuvo en el pasado ampliamente distribuida desde El Cabo al Africa Septentrional en regiones donde las precipitaciones no eran suficientes para permitir el desarrollo del bosque húmedo tropical o subtropical. Quezel (1978), citando datos geomorfológicos y paleopalinológicos, concluye que el Norte de Africa sufrió varios períodos de desecación en el Plioceno, lo que permitió que las condiciones desérticas prosperasen. Y esto es apoyado por las conclusiones dadas por Raven y Axelrod (1974). Esto fue seguido en el Pleistoceno por una serie de complejas fluctuaciones climáticas, cuyos efectos son difíciles de interpretar, pero que casi con certeza redujo más el área y empobreció la riqueza en especies de la "Flora del Rand". Los relictos africanos de esta flora demuestran por su afinidad con las especies macaronésicas, que ambas son derivadas probablemente de una "Flora del Rand" pre-Pliocénica más completa dado que esta es la unidad suministradora para una gran proporción de la flora moderna de las islas Canarias.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALDRIDGE, A. 1979: Evolution within a single Genus: *Sonchus* in Macaronesia. In D. Bramwell (ed.) *Plants and Islands*. 279-291. Academic Press. London & New York.
- ANDREANSZKY, G. 1968: Neue und interessante tertiäre Pflanzenarten aus Ungarn. *Acta Bot. Acad. Scient. Hung.* 14: 219-242.
- ARAÑA, V. & CARRACEDO, J.C. 1978-1980: *Los volcanes de las Islas Canarias*. Ts. 1-3. Editorial Rueda. Madrid.
- BRAMWELL, D. 1970: A Revision of the Genus *Parolinia* Webb (Cruciferae) in the Canary Islands *Bot. Notiser* 123: 394-400.
- 1972: Endemism in the Flora of the Canary Islands. In D.H. Valentine (ed.) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. 141-159. Academic Press. London & New York.
- 1975: Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary Islands. *Echium* species. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32: 241-254.
- 1976: *The Endemic Flora of the Canary Islands*. In G. Kunkel (ed.) *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*. 207-240. Junk. The Hague.
- Ed. 1979: *Plants and Islands*. Academic Press. London & New York. 459 pp.
- CARLQUIST, S. 1965: *Island Life*. A natural history of the islands of the world. An. Mus. Nat. Hist. New York. 451 pp.
- 1974: *Island Biology*. Columbia University Press. New York & London. 660 pp.
- CROIZAT, L. 1958: *Panbiogeography*. Vol. 1 & 2. Caracas.
- 1968: Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique. *Mem. Soc. Broteriana*. 20: 1-451.
- DANSEREAU, P. & LEMS, K. 1957: The Grading of Dispersal Types in Plant Communities and their Ecological Significance. *Contrib. Inst. Bot. Univ. Montreal* 71: 1-52.
- DEPAPE, G. 1922: Flore pliocène de la Vallée du Rhone. *Ann. Sci. Nat. sér.* 10, 4: 73-265.

- EHRENDORFER, F. 1979: Reproductive Biology in Island Plants. In D. Bramwell (ed.) *Plants and Islands*. 293-306. Academic Press. London & New York.
- FERGUSON, D.K. 1974: On the Taxonomy of recent and fossil species of *Laurus* (Lauraceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 68: 51-72.
- GIBBS, P. 1967: A Revision of the Genus *Adenocarpus*. *Bol. Soc. Brot.* 2 ser. 41: 67-121.
- HEDBERG, O. 1961: Monograph of the Genus *Canarina* L. (Campanulaceae). *Sv. Bot. Tidskr.* 55: 17-62.
- HEDGE, I.C. & MILLER, A.G. 1977: New and interesting taxa from N.E. Tropical Africa. *Notes R.B.G. Edinburgh* 35: 179-193.
- HUMPHRIES, C.J. 1976: Evolution and Endemism in *Argyranthemum* Webb ex Sch. Bip. (Compositae-Anthemideae). *Bot. Macar.* 1: 25-50.  
— 1981: Biogeographical methods and the southern beeches. In P.L. Forey (ed.) *Chance, Change and Challenge* Vol. 2, The evolving biosphere. Brit. Mus. (Nat. Hist.) & Cambridge Univ. Press.
- JONSELL, B. 1978: New Taxa of *Diceratella* and *Farsetia* (Cruciferae) from East Tropical Africa. *Bot. Notiser* 131: 251-257.  
— 1979: New Taxa of Cruciferae from East Tropical Africa and Madagascar. *Bot. Notiser* 132: 521-535.
- LEMS, K. 1960: Floristic Botany of the Canary Islands. *Sarracenia* 5: 1-94.  
— 1961: Botanical notes on the Canary Islands. III. The life form spectrum and its interpretation. *Ecology* 42: 569-572.
- MAZZOLANI, G. & ALTAMURA BETTI, M.M. 1978: Elementi per la revisione del gen. *Olea* (Tourn.) Linn. II: Ciclo di *Olea chrysophylla* Lam. *Ann. Bot. (Roma)* 37(1): 127-154.  
— 1979: Elementi per la revisione del gen. *Olea* (Tourn.) Linn. III: *Olea chrysophylla* Lam.: forme affini. *Ann. Bot. (Roma)* 38(1): 15-31.
- MENDOZA-HEUER, I. 1972: Datos para la determinación de especies en el género *Phyllis* (Rubiaceae). *Cuad. Bot. Canar.* 14/15: 5-9.
- MEUSEL, H. 1965: Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur süd- und mitteleuropäischen Flora. *Gesammelte Vorträge über Moderne Probleme der Abstammungslehre* 1: 117-136.
- MILLER, A.G. 1980: A Revision of *Campylanthus*. *Notes R.B.G. Edinburgh* 38: 373-385.
- NELSON, G. & ROSEN, D.E. 1981: *Vicariance Biogeography: A Critique*. Columbia University Press. New York. 593 pp.
- PEREZ DE PAZ, J. 1983: Estudio palinológico del género *Crambe* L. (Brassicaceae) en la Macaronesia. *Acta IV Simp. Palinol.* Univ. Barcelona: 51-70.  
— 1986: Implicaciones de la palinología en algunos aspectos evolutivos filogenéticos y biogeográficos de la Flora Macaronésica. *An. APLE* — en prensa —.
- PEREZ DE PAZ, J. & ROCA SALINAS, A. 1977: Palinología del Género *Euphorbia* en Macaronesia. *Bot. Macar.* 4: 77-84.
- PEREZ DE PAZ, P.L. 1978: Revisión del Género *Micromeria* Bentham (Lamiaceae-Stachyoideae) en la Región Macaronésica. Excmo. Cabildo Insular de Tenerife. 306 pp. + 32 lám.
- PUFF, C. 1982: The delimitation of the tribe Anthospermeae and its affinities to the Paederieae (Rubiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 84: 355-377.
- QUEZEL, P. 1978: Analysis of the Flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Anns. Mo. Bot. Garden* 65: 479-534.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. 1974: Angiosperm biogeography and past continental movements. *Anns. Mo. Bot. Garden* 61: 539-673.
- RIDLEY, H.N. 1930: *The Dispersal of Plants throughout the World*. Reeve. Ashford.

- ROBSON, N. K. 1977: Studies in the Genus *Hypericum* L. (Guttiferae). I. Infrageneric Classification. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Botany*, Vol. 5, N° 6: 291-355.
- SAGAR G.R. & HARPER, J. 1961: Controlled interference with natural populations of *Plantago lanceolata*, *P. major* and *P. media*. *Weed Res.* 1: 163-176.
- SAPORTA, G. 1862-1874: Etudes sur la Végétation du Sud-Est de La France à l'époque tertiare. *Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 4*, 16: 309-348; 17: 191-311 (1862); 19: 5-124 (1863); sér. 5, 3: 5-152 (1865); 8: 5-136 (1867); 9: 5-62 (1868); 15: 277-351 (1872); 17: 5-44 (1873); 18: 23-146 (1874).
- SAVAGE, J.M. 1982: The Enigma of the Central American Herpetofauna: Dispersal or Vicariance. *Anns. Miss. Bot. Garden* 69: 464-547.
- SCHMINKE, H.U. 1976: The Geology of the Canary Islands. In G. Kunkel (ed.) *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*. 67-184. *Junk. The Hague*.
- SUNDING, P. 1979: Origins of the Macaronesian Flora. In D. Bramwell (ed.) *Plants and Islands*. 13-40. Academic Press. London & New York.
- VAN DER PIJL, L. 1969: *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. 154 pp.