

MÉTODOS DE INTERPRETACIÓN DE LOS PROCESOS DE COLONIZACIÓN EN LAS ISLAS CANARIAS: EL CASO DE LOS TENEBRIÓNIDOS (COLEOPTERA, INSECTA)

J. Mario Vargas, José Carlos Guerrero, Raimundo Real,
Jesús Olivero y Ana Luz Márquez

Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias
Universidad de Málaga. 29071 Málaga.
jmvy@uma.es

Resumen

El presente trabajo tiene por objeto investigar los procesos de colonización que han protagonizado los tenebriónidos en las Islas Canarias y que supuestamente son los responsables del poblamiento actual del archipiélago. Inicialmente se ha realizado una síntesis biogeográfica de los conocimientos existentes sobre los tenebriónidos en Canarias. Un tal procedimiento ha permitido compendiar los resultados de distintos procesos de colonización, inferidos a partir de un planteamiento dispersionista clásico y de una aproximación cladista basada en el establecimiento de la filogenia de dos géneros endémicos. En una segunda fase, que constituye la parte original del presente trabajo, se ha investigado los intercambios bióticos recientes acaecidos entre las islas. El patrón actual de distribución de los tenebriónidos en Canarias se ha establecido por medio de un análisis de endemidad basado en el principio de la máxima simplicidad (PAE), partiendo de la matriz de presencia/ausencia de las 134 especies en las siete islas. El resultado es un árbol de clasificación de las islas en el que se asume que las dicotomías representan intercambios bióticos recientes. Del mismo modo se ha procedido considerando tan sólo las especies endémicas. Para explicar los procesos causales del poblamiento se ha generado y comparado una serie de hipótesis, llegándose a concluir que la composición de la fauna canaria actual de tenebriónidos es el resultado de un proceso de colonización dentro del archipiélago, de modo que las islas más próximas y con superficies y altitudes máximas similares comparten una biota más semejante. Además, se ha constatado que la edad de las islas también juega un papel importante. Dichas hipótesis son válidas tanto para la fauna completa como para las especies endémicas y permiten conciliar la incidencia de factores ecológicos e históricos apuntados por otros autores en relación a los procesos de colonización.

Palabras clave: Biogeografía, Tenebriónidos, Islas Canarias, Insularidad, Colonización, PAE.

Interpretation methods for colonization processes in the Canary Islands: tenebrionids (Coleoptera, Insecta) as a case-study.

Abstract

In this paper, we analysed the colonization processes that presumably are responsible for the present darkling beetles species composition in the Canary Islands. First we made a synthesis of the existing biogeographic knowledge about darkling beetles in the Canary Islands. In this way, we summarized the results of different colonization processes, inferred from both the dispersionist approach and the cladistic approach based on the phylogeny of two endemic genera. In a second stage, we provided a new insight into the recent biotic interchanges happened between islands. We established the present distribution pattern of darkling beetles in the Canary Islands using parsimonious analysis of endemity (PAE), starting from the presences/absences matrix of 134 species in the seven islands. The result of such analysis was a classification tree of the islands in which terminal dichotomies are assumed to represent recent biotic interchanges. This analysis was then repeated considering only the endemic species. We generated and tested several hypotheses to explain the current species composition, so concluding that the present darkling beetles species composition of the Canary Islands is the result of a internal colonization process within the archipelago, so that the nearest islands and the islands with similar area and maximum elevation share a more similar biota. These hypotheses are suitable for the whole fauna and for the endemic species, and allow us to reconcile the influence of both ecological and historical factors that were pointed out by other authors to account for the colonization processes.

Key words: Biogeography, Darkling beetles, Canary Islands, Insularity, Colonization, PAE.

INTRODUCCIÓN

Hasta hace algunas décadas, la ecología insular era una ciencia descriptiva que se ceñía a reunir información sobre la composición de las biotas, a describir nuevos taxones y a diagnosticar las adaptaciones de los organismos en las islas

(Carlsquist, 1965). Más tarde, esta etapa dio paso a la búsqueda de procesos causales, lo que generó diversas hipótesis explicativas de diferente naturaleza y la elaboración de teorías unificadoras para universalizar las relaciones inferidas.

La ecología insular se transformó en una ciencia predecible a partir de la publicación del libro "The Theory of Island Biogeography" o Teoría del equilibrio dinámico (MacArthur y Wilson, 1967). La principal premisa de esta teoría es que cada isla se encuentra en un equilibrio dinámico, de modo que la riqueza específica, en un momento dado, es el resultado del balance entre dos procesos continuos: la colonización y la extinción. La colonización es un proceso externo a las islas que depende del potencial biótico de la fuente continental, de los medios de dispersión de las especies y de la distancia que hay al continente. Gracias a ella se produce la adición de nuevas especies a las islas. La extinción es un proceso interno que depende del potencial demográfico de las especies colonizadoras, de los azares bioclimáticos, de la competencia, de la modificación de los biotopos y de la superficie de cada isla. Este proceso conduce a la pérdida de especies ya establecidas en el medio insular.

La Teoría de MacArthur y Wilson puede ser interpretada de dos formas alternativas (Haila, 1986). En un sentido, el modelo del equilibrio dinámico considera que existe una correlación positiva entre el área y el número de especies de cada isla, así como una correlación negativa entre el aislamiento y la riqueza específica. En otro sentido, esta teoría dirige su atención al dinamismo de las comunidades insulares y a los factores específicos que determinan los procesos de colonización (Haila y Järvinen, 1982). La Teoría de Islas ha sido puesta a prueba en repetidas ocasiones. En general, el número de especies ha desempeñado el papel de variable dependiente y como variables independientes se han utilizado: área insular, distancia al continente, altitud de las islas, heterogeneidad de hábitats, complejidad de la vegetación, entre otras (véase, por ejemplo, Parlanti et al., 1988; Martin y Lepar, 1989; Busch y Whittaker, 1991).

A partir de la Teoría de la Biogeografía de islas de MacArthur y Wilson, se han desarrollado dos líneas principales de estudio. Por un lado, se han realizado trabajos basados en fenómenos de colonización de islas, incluyendo los procesos evolutivos que en ellas tienen lugar. Por otro lado, se ha investigado a fondo el número de especies que puede soportar una isla en función de su tamaño (Williamson, 1989).

Los mayores atractivos de la Teoría de MacArthur y Wilson son su simplicidad y su universalidad (Pielou, 1979; Williamson, 1989). De hecho, aún continúa vigente y muchos ecólogos y biogeógrafos la han enriquecido y mejorado con el paso del tiempo. Las críticas más recientes se centran en el abusivo número de trabajos que se limitan a poner a prueba esta teoría, muchas veces malinterpretándola, sin buscar métodos alternativos (Haila, 1986; Williamson, 1989). Pero este aparente ostracismo es falso, ya que cada vez más, de forma complementaria o alternativa, se tiende a invocar

procesos no contemplados en la Teoría de MacArthur y Wilson para explicar los patrones insulares de distribución y colonización. Tal procedimiento tiene carácter predecible, las hipótesis pueden ser refutadas de forma objetiva y es generalizable a cualquier isla o archipiélago, independientemente del tipo de biota que soporte.

Las Islas Canarias

Las Islas Canarias constituyen un archipiélago formado por siete islas mayores y una serie de islotes de escasa extensión. Este archipiélago se encuentra situado frente a la costa noroccidental de África y es una de las mayores cadenas de islas volcánicas oceánicas (Schmincke, 1976). Existen ciertas controversias acerca de su origen, edad y de la posible conexión de Lanzarote y Fuerteventura al continente africano en el pasado (Anguita y Hernán, 1975, Feraud et al., 1985; Ancochea et al., 1990; Coello et al., 1992), aunque es opinión unánime que todas las islas son de origen volcánico, que las cinco islas más occidentales se formaron independientemente y nunca han estado unidas entre sí o al continente y que la edad de las islas decrece de este a oeste. Las principales características geológicas y topográficas de las islas se resumen en la tabla 1.

El clima del archipiélago es de tipo mediterráneo, con variaciones locales que permiten la coexistencia de los subtipos climáticos mesofítico, xerofítico-oceánico y desértico oceánico (Rivas-Martínez, 1993). La vegetación de las islas es xerófila-mesófila y la heterogeneidad del paisaje favorece una importante diversidad florística, buena parte de la cual es endémica (aproximadamente un tercio). La flora no endémica consta de elementos nativos mediterráneos y de especies introducidas de diversa procedencia (Branwell, 1976). La fauna presenta también un grado de endemidad similar al anterior y una riqueza específica notable. La proporción de formas ápteras y braquípteras es elevada dentro de los insectos, que constituyen el grupo dominante de la fauna canaria al incluir el 85% del total de especies inventariadas. Dentro de los vertebrados el grupo más abundante es el de las aves, seguido de reptiles, mamíferos y anfibios (Báez, 1982).

Los Tenebriónidos

El interés que tienen los insectos de las Islas Canarias no sólo obedece a razones numéricas sino a la diversificación que algunos taxones han experimentado en el archipiélago. El estudio de tales taxones permite la contrastación de hipótesis ligadas a los procesos de insularidad o, lo que es lo mismo, determinar qué influencia han tenido los factores históricos y ecológicos en la configuración del poblamiento actual de las

Tabla 1
Características topográficas y climáticas de las Islas Canarias. (Altitud en m; área en km²; distancia al continente en km; edad geológica en millones de años).

ISLAS	ALTITUD MÁXIMA	ÁREA	DIST. AL CONTINENTE	EDAD GEOLÓGICA
EL HIERRO	1501	277	350	0,8
LA PALMA	2426	728	375	1,6
LA GOMERA	1487	378	320	12
TENERIFE	3717	2058	275	15
GRAN CANARIA	1950	1534	190	16
FUERTEVENTURA	807	1731	90	22
LANZAROTE	670	793	120	19

islas. Los tenebriónidos constituyen un grupo idóneo para ello, por las siguientes razones: 1) Se trata de una familia de coleópteros (Familia Tenebrionidae) muy bien representada en el archipiélago canario (Oromí, 1982a; Juan et al., 1995), donde existen 45 géneros (9 endémicos) y 134 especies (98 endémicas). 2) Algunos géneros, como *Arthrodeis*, *Hegeler*, *Pimelia* y *Nesotes*, han experimentado importantes radiaciones adaptativas en el archipiélago y ocupan un hábitat muy diversificado (Juan et al., 1997), aunque abundan más en ambientes xéricos (Oromí, 1982a). 3) Casi todas las especies son terrestres y ápteras, braquípteras o incapaces de volar, y se dispersan de forma pasiva, por lo que constituyen un buen indicador de las relaciones faunísticas interinsulares (Oromí, 1982b). 4) Determinados aspectos biogeográficos del grupo, especialmente los procesos de colonización de algunos géneros, han sido objeto de estudio en el archipiélago, lo que permite realizar una síntesis de los conocimientos alcanzados y complementarla con los resultados inéditos que aquí se aportan.

Objetivos

Los objetivos propuestos en el presente trabajo son los siguientes:

1. Realizar una revisión crítica de la información biogeográfica que existe acerca de los tenebriónidos en Canarias.
2. Discutir los métodos utilizados para establecer los procesos de colonización interinsular.
3. Inferir los intercambios bióticos recientes que han tenido lugar entre las islas, a partir de un análisis de endemismo basado en el principio de la máxima simplicidad (PAE).
4. Poner a prueba distintas hipótesis para explicar el patrón actual de distribución de los tenebriónidos en el archipiélago.

Síntesis biogeográfica

Los Tenebriónidos canarios han sido bien estudiados tanto desde el punto de vista corológico como taxonómico-sistemático (Oromí, 1982a), lo que ha servido de apoyo a las investigaciones biogeográficas realizadas sobre esta familia o algunos de sus representantes en el archipiélago (véase la revisión de Oromí, 1982a y Oromí, 1982b; Juan et al., 1995, 1996 y 1997). En el contexto de la Macaronesia, los tenebriónidos de Canarias alcanzan un mayor grado de endemismo que en el resto de los territorios insulares: 82% de las especies y subespecies (Oromí, 1982 a y b) frente al 54% de Madeira (Lundblad, 1958) y al 56% de Cabo Verde (Español y Lindberg, 1963). No obstante, aún queda por explicar de modo convincente la razón de este desequilibrio. Un hecho constatado en Canarias por Oromí (1982a) es que el número intrainsular de endemismos, según biotopos, aumenta desde las arenas litorales hasta la cumbre.

Según Oromí (1982a), en el archipiélago canario existe una cierta relación entre el número de especies y la superficie de cada isla, a excepción de La Palma y, hasta cierto punto de Tenerife y de El Hierro. Ello sugiere que los procesos de extinción han intervenido en la configuración del poblamiento de las islas (Brown, 1971; Oromí, 1982a). Asimismo, la riqueza específica de cada isla depende en parte de la distancia al continente, excepto en el caso de Lanzarote, lo que refleja la incidencia que ha tenido este factor en los procesos de colonización (Oromí, 1982a). Este mismo autor encontró que el poblamiento interinsular es más similar conforme más

próximas entre sí están las islas. Sin embargo, la diversidad fisiográfica no parece influir sobre la riqueza específica de cada isla, probablemente porque la mayoría de los tenebriónidos está muy adaptada a vivir en medios secos y cálidos cuya extensión es el factor que aparentemente determina el número de especies presentes en cada isla.

Parece evidente que los fenómenos de radiación adaptativa han tenido, para los tenebriónidos, una mayor trascendencia que la deriva genética, excepto en La Palma y El Hierro. Oromí (1982a) atribuye esta última circunstancia al aislamiento y/o a la falta de arenales no basálticos en dichas islas.

La colonización de las Islas Canarias

Los procesos de colonización que han protagonizado los tenebriónidos en el archipiélago canario han sido aceptablemente estudiados. Bajo el prisma de la teoría dispersionista clásica, las contribuciones más sobresalientes han sido las de Oromí (1982a y b), que realizó una síntesis de los conocimientos existentes hasta esa fecha y aportó una serie de datos inéditos de indudable interés biogeográfico.

La interpretación de cualquier proceso de dispersión requiere cumplimentar un protocolo que consta, al menos, de cinco apartados. En el caso de los tenebriónidos canarios, del citado protocolo se desprende la siguiente información:

1. Inventario de las especies existentes. Se trata del primer paso para conocer el número de formas y su identidad taxonómico-sistemática dentro del grupo investigado. Según Oromí (1982a) en Canarias existen 135 formas de tenebriónidos, incluidas especies y subespecies, mas 11 especies introducidas. Posteriormente, este catálogo ha sufrido algunas modificaciones que no suponen un cambio sustancial de su contenido, la última de las cuales ha sido amablemente realizada por el propio Oromí y por Báez para el presente trabajo.
2. Origen y/o procedencia. Dado que las Islas Canarias son volcánicas, la biota que en ellas se asienta procede de fuentes continentales exógenas, así como de los procesos de especiación endógenos que han tenido lugar en el propio archipiélago. Oromí (1982b) considera que la fauna de tenebriónidos en Canarias consta de seis tipos de elementos faunísticos que, según las categorías establecidas por Peyerimhoff (1946), son los siguientes: Paleotropicales, Paleárticos, Paleártico-occidentales, Norteafricanos, Macaronésicos y Endémicos. Con posterioridad, otros autores han abordado el tema del origen de ciertos géneros de tenebriónidos y de otros grupos faunísticos, limitándose a proponer un origen africano, ibérico o mixto (Oromí et al., 1991; Juan et al., 1997). Sin embargo, todavía no existen conclusiones claras en lo que concierne al grupo aquí estudiado.
3. Vías y modos de dispersión. Es opinión unánime entre los investigadores que la colonización de las Islas Canarias por parte de los tenebriónidos ha tenido lugar siguiendo una ruta al azar (Vargas, 1992a), según una modalidad que Pielou (1979) tipifica como dispersión por salto. Dado que este grupo es mayoritariamente no volador, Oromí (1982b) considera que los procesos de dispersión pasiva a través del viento y del mar han tenido especial trascendencia, excepto para las especies introducidas. La dirección preferencial seguida durante la colonización de las islas es de este a oeste (Oromí, 1982a), como también ha sido constatado para otros grupos de insectos voladores

(Pinto et al., 1997). Fenómenos de colonización activa, a través de antiguos puentes continentales, o pasiva, relacionados con procesos de vicarianza, quedan excluidos (Thorpe et al., 1993a y b; 1994) porque no hay evidencias geológicas que los apoyen (Anguita y Hernán, 1975; Juan et al., 1995).

4. Diversificación. El 73% de las especies de tenebriónidos canarios es endémico. Ello implica la existencia de importantes radiaciones adaptativas, muy conspicuas en determinados géneros (Oromí, 1982b; Juan et al., 1997) y sobre determinadas islas (Oromí, 1982a). Como consecuencia de ello, los tenebriónidos en Canarias ocupan un hábitat muy diversificado en ausencia de competidores continentales.
5. Interpretación del poblamiento. Desde un punto de vista ecológico, Oromí (1982a y b) analizó la influencia que han tenido diversos factores, tales como la superficie, las distancias al continente e interinsular, el clima y la diversidad fisiográfica, en la configuración del poblamiento actual de las islas. De tales estudios se desprende que no se trata de un sólo factor sino de una combinación de los mismos. Según Oromí (1982a), los procesos de extinción también han debido jugar un papel importante aunque son difíciles de cuantificar. Más recientemente, los estudios realizados se han centrado en el aspecto histórico, tratando de comprobar si la edad de las islas es el principal factor determinante de la distribución específica de algunos géneros endémicos (Juan et al., 1995, 1996 y 1997).

La contribución filogenética

La Biogeografía de vicarianza cladista de Platnick y Nelson (1978) supone una alternativa a los métodos dispersionistas clásicos utilizados para reconstruir la historia de una biota. Cualquiera de los procedimientos analíticos desarrollado en el seno de la citada escuela de vicarianza cladista opera del siguiente modo (Vargas, 1992b):

1. Se selecciona un grupo con tres o más taxones endémicos.
2. Se establece la filogenia del grupo o se parte de filogenias conocidas según el método cladista.
3. Se sustituyen en el cladograma resultante los taxones por las áreas que cada uno de ellos ocupa, con lo cual se obtiene un cladograma de áreas que representa una hipótesis de vicarianza.
4. Si se obtienen resultados similares con otros grupos, se elabora un modelo general de vicarianza.

Sin embargo, este método puede ser empleado también para modelos basados en la dispersión. Un tal procedimiento ha sido utilizado en el archipiélago canario con diferentes grupos para explicar la historia de su biota, pero en términos de colonización por dispersión (véanse, por ejemplo: Joger, 1984 y 1985; Thorpe et al., 1994; Juan et al., 1995 y 1996; Guerrero et al., 1997; Pinto et al., 1997). Ello obedece a que, debido al origen volcánico independiente de cada isla, no existen evidencias que apoyen la existencia de procesos de vicarianza interinsular en el archipiélago canario, al menos en lo que concierne a las cinco islas occidentales (Anguita y Hernán, 1975; Juan et al., 1995).

Según Thorpe et al. (1994), los cladogramas de áreas pueden ser interpretados de dos formas diferentes en términos de colonización por dispersión interinsular:

- a) Teniendo en cuenta la topología del árbol y la distribución geográfica de las islas. Para ello se parte de la variante de que la proximidad geográfica es el principal determinante de la colonización de las islas, de modo que dichos procesos tienen lugar desde la raíz del árbol hacia las ramas.
- b) Teniendo en cuenta la topología del árbol y la longitud de sus ramas. En este caso se asume la existencia de un efecto fundador que acelera los procesos de divergencia intraespecífica, siendo posible distinguir las islas colonizadas de la que actuó como fuente continental a partir de la construcción de un árbol de distancias (Fitch y Margoliash, 1967). En dicho árbol, que no se basa en la existencia de un reloj molecular, cada nodo recibe el nombre de la localidad anagenéticamente más próxima y la longitud de los brazos aumenta conforme mayor es la distancia anagenética de la localidad en cuestión respecto al nodo correspondiente.

Este protocolo metodológico ha sido utilizado por Juan et al. (1995, 1996 y 1997) para establecer la filogenia de dos géneros endémicos de tenebriónidos, *Pimelia* y *Hegeter*, basándose en caracteres moleculares mitocondriales. Las principales conclusiones biogeográficas derivadas de estos trabajos son las siguientes:

1. Ambos géneros presentan modelos de colonización interinsular similares pero no idénticos, siguiendo una dirección preferencial en sentido este-oeste y de acuerdo con la historia geológica de las islas. Ello en parte se debe a que *Hegeter* es mejor colonizador que *Pimelia* y ha experimentado un proceso de radiación más rápido.
2. La hipótesis de colonización interinsular que se deriva de los correspondientes árboles filogenéticos resulta más congruente cuando se utiliza el primero de los procedimientos propuesto por Thorpe et al. (1994), topología del árbol y distribución geográfica de las islas, especialmente para el género *Pimelia*. La utilización de la topología del árbol y de la longitud de sus ramas da lugar a un modelo indeterminado de dispersión, probablemente debido a fenómenos secundarios de extinción y colonización de las islas más antiguas y a colonizaciones múltiples intrainsulares que enmascaran el efecto fundador inicial.

Un tercer procedimiento, basado en la existencia de un reloj molecular (Zuckermandl y Pauling, 1965) con una tasa estándar de divergencia de los linajes mitocondriales equivalente a 2%/millón de años (De Salle et al., 1987), consiste en comparar la tasa de divergencia evolutiva que exhibe cada taxón (por ejemplo, ADN mitocondrial) con la edad de las islas. De este modo es posible inferir si las sucesivas colonizaciones se corresponden en el tiempo con la emergencia secuencial de las islas. Un tal procedimiento ha permitido a Juan et al. (1995 y 96) poner de manifiesto que, en términos generales, se cumple dicha hipótesis, sobre todo para el caso de *Pimelia*. No obstante hay fenómenos que distorsionan el modelo, como es el caso de la colonización de Gran Canaria, que a la vez actúa como fuente secundaria de colonización de La Gomera, antes que la de Tenerife, o la aparente colonización de El Hierro antes de su formación. Según Juan et al. (1995) ello puede ser debido, en el primer caso, a fenómenos de extinción de antiguos taxones en Tenerife. Respecto a la isla de El Hierro, es posible que el error estriba en que la tasa de divergencia del marcador utilizado sea más rápida que la del genoma completo o que se haya visto acelerada por el efecto fundador.

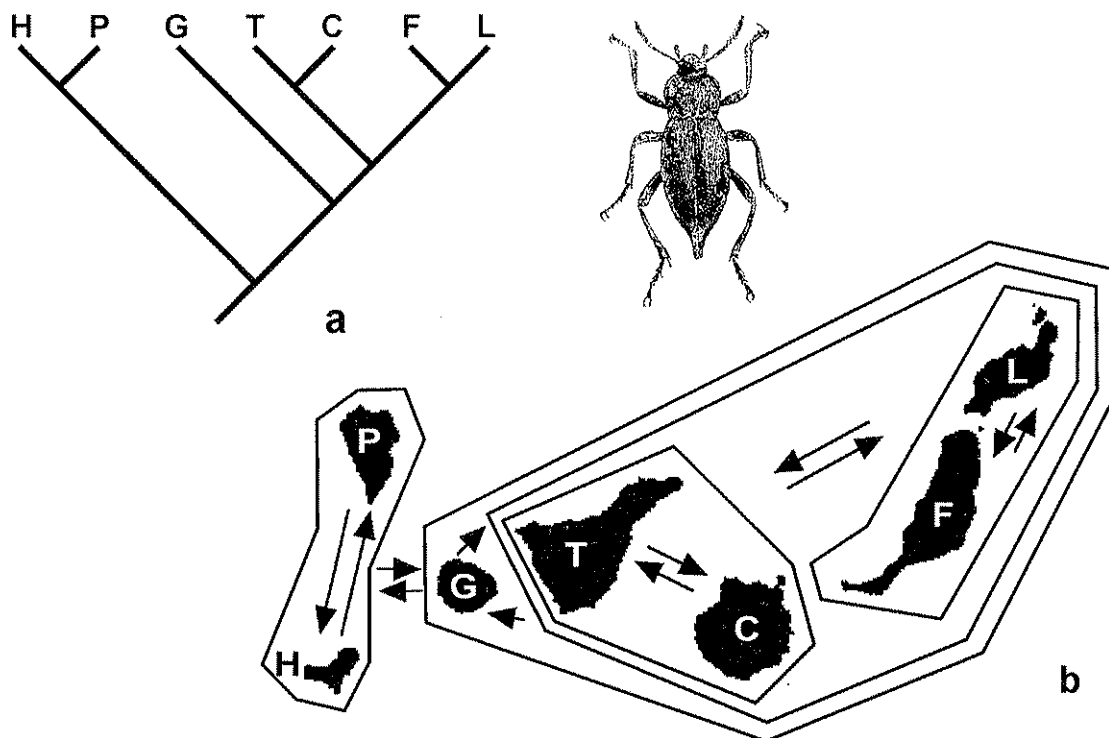


Fig. 1.- A) Árbol de clasificación de las Islas Canarias en función de los datos de presencia/ausencia de la fauna de tenebriónidos (patrón de distribución). B) Interpretación de los procesos de colonización recientes que han tenido lugar en el archipiélago a partir del árbol de clasificación insular. L: Lanzarote; F: Fuerteventura; C: Gran Canaria; T: Tenerife; G: La Gomera; P: La Palma; H: El Hierro.

Intercambios bióticos recientes

Aparentemente, la formación secuencial de las islas explica cómo han tenido lugar los procesos de colonización por dispersión dentro del archipiélago. Sin embargo, es probable que también intervengan otros factores de naturaleza fisiográfica, ecológica y demográfica que no se contemplan con el uso de la anterior metodología. Con objeto de determinar el patrón actual de distribución de los tenebriónidos en las Islas Canarias, se ha procedido a realizar aquí un análisis de endemidad basado en el principio de la máxima simplicidad (PAE) (Rosen, 1984; 1988), partiendo de la matriz de presencia/ausencia de las 134 especies en las siete islas. En este análisis se han descartado tanto las especies presentes en todas las islas (simplesiocóricas) como las exclusivas de una sola (autapocóricas), teniendo únicamente valor informativo las que ocupan entre dos y seis islas (sinapocóricas). El resultado es un árbol de clasificación de las islas, obtenido utilizando el programa PAUP (Swofford, 1993), en el que se asume que todas las dicotomías representan islas que han experimentado un intercambio biótico reciente (Myers, 1991). Las dicotomías terminales, sin embargo, representan un intercambio biótico reciente más intenso que las dicotomías basales.

En el presente análisis se ha utilizado el principio de máxima simplicidad de Fitch (1971) que, desde un punto de vista biogeográfico, supone aceptar sin restricciones que cualquier especie presente en una isla puede llegar a extinguirse en un momento dado o bien que cualquier isla puede ser colonizada o recolonizada, no importa cuando, por una especie que nunca estuvo en ella o que previamente se había extinguido. Los datos de presencia/ausencia de las especies han sido optimizados con la opción Acctran de PAUP para

primar las reversiones sobre los paralelismos. Ello implica que las distribuciones conflictivas de las especies, es decir, las que no se ajustan al patrón predicho, se explican preferentemente invocando procesos únicos de colonización seguidos de extinción, en lugar de recurrir a procesos múltiples de colonización.

Para la obtención del árbol más simple se utilizó el algoritmo de búsqueda exhaustiva de PAUP, que evalúa todas las posibles soluciones derivadas del PAE. El grado de simplicidad de cada cladograma se midió en función de tres parámetros: la longitud del árbol (LA), el índice de consistencia (IC) (Kluge y Farris, 1969) y el índice de retención (IR) (Farris, 1989a y b). El análisis de homoplasias, es decir, de las distribuciones que no se ajustan al patrón de clasificación establecido para las islas, se realizó con el programa MacClade (Maddison y Maddison, 1987) que permite el análisis individualizado de la corología de las especies en el cladograma resultante.

El resultado obtenido a partir del uso de esta metodología es un único árbol de clasificación insular (Fig. 1a y b), con una longitud de 90 pasos y con valores de los índices de consistencia y de retención de 0,66 en ambos casos. Cada paso representa un proceso de colonización, común a un conjunto de islas, o de extinción. Desde este punto de vista, un único proceso de colonización afecta a varias islas cuando dichas islas están relacionadas entre sí por medio de algún patrón, es decir, pertenecen al mismo subárbol. El árbol más simple será aquel patrón de relación interinsular que implique un menor número de procesos de colonización y de extinción para el conjunto de especies consideradas. En la figura 2 se incluye una distribución específica sinapocórica (a), de acuerdo con el patrón establecido, y dos homoplasias, una atribuible a un proceso de doble colonización (b) y otra a un proceso de extinción (c).

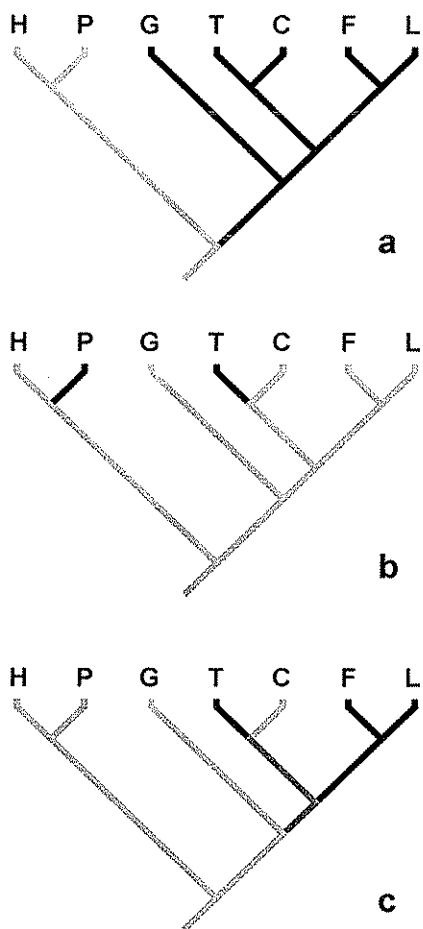


Fig. 2.- Ejemplo de tres distribuciones específicas, la primera de ellas sinapocórica y las dos restantes homoplásicas. A) Especie cuya distribución se ajusta al patrón de distribución; B) especie que ha protagonizado dos procesos de colonización independientes; C) especie cuya ausencia en Gran Canaria se interpreta como un proceso de extinción o como error de muestreo. Abreviaturas como en la figura 1.

Si se consideran tan sólo las especies endémicas, se obtienen tres árboles con el mismo grado de simplicidad ($LA=109$; $IC=0,86$; $IR=0,72$) cuya principal diferencia estriba en la posición de La Gomera respecto a las restantes islas (Fig. 3).

Con objeto de investigar el intercambio reciente de especies exclusivamente congénicas que ha tenido lugar entre las islas, se ha procedido del mismo modo pero utilizando, en este caso, los géneros como caracteres y el número de especies congénicas presentes en cada isla como estados de carácter. De este modo se obtienen cuatro árboles de clasificación con idénticos valores de máxima simplicidad ($LA=66$; $IC=0,68$; $IR=0,65$), cada uno de los cuales representa un posible patrón de intercambio de especies congénicas entre las islas (Fig. 4).

Hipótesis explicativas

Una vez establecido el patrón de los intercambios bióticos recientes que han tenido lugar en el archipiélago, se ha intentado analizar los procesos causales del poblamiento actual de la fauna de tenebriónidos de las Islas Canarias.

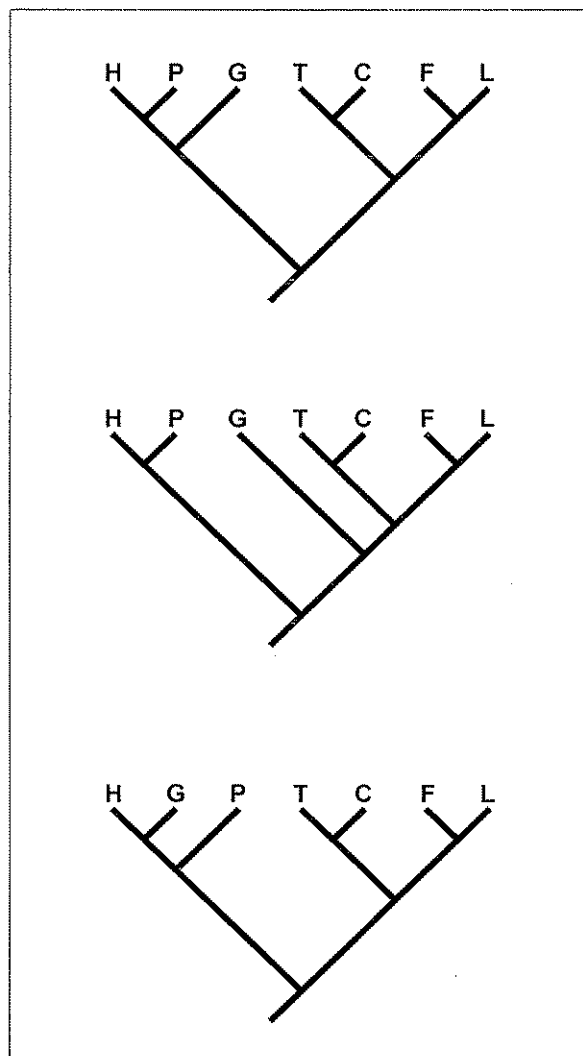


Fig. 3.- Patrón de distribución obtenido para las especies endémicas de tenebriónidos en el archipiélago canario. Los tres árboles representan soluciones igualmente simples obtenidas con PAE. Abreviaturas como en la figura 1.

Para ello, se han generado seis posibles hipótesis explicativas, algunas de ellas con una serie de variantes, que se citan a continuación:

- Hipótesis I.- Edad geológica de las islas.
- Hipótesis II.- Colonización desde el continente.
 - Variantes:
 - a) Distancia de cada isla al continente.
 - b) Distancia al continente y superficie
 - c) Distancia al continente y altitud máxima.
 - d) Distancia, superficie y altitud máxima.
- Hipótesis III.- Colonización entre islas.
 - Variantes:
 - a) Distancia mínima entre islas.
 - b) Superficie de cada isla.
 - c) Altitud máxima de cada isla.
 - d) Distancia interinsular y superficie de cada isla.
 - e) Distancia interinsular y altitud máxima.
 - f) Superficie y altitud máxima de cada isla.
 - g) Distancia, superficie y altitud máxima de cada isla.

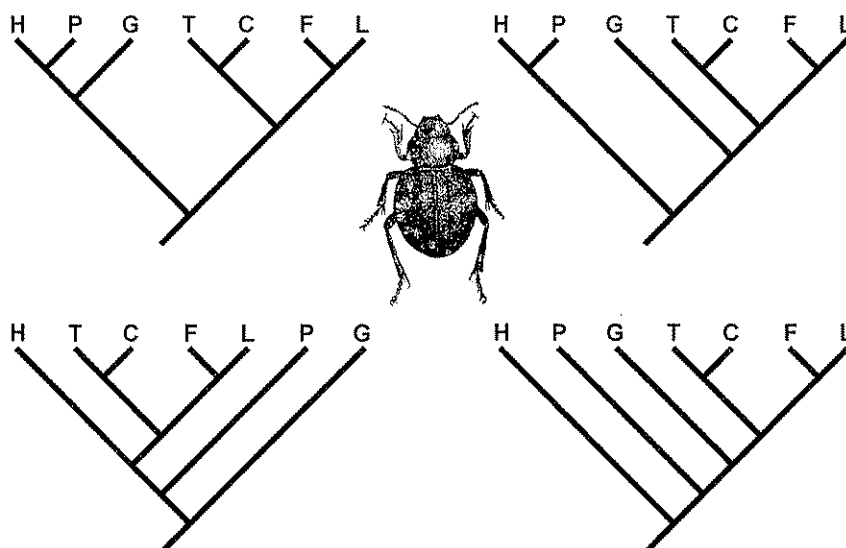


Fig. 4.- Posibles patrones de intercambio protagonizados por las especies congénicas de tenebriónidos en las Islas Canarias. Todos los árboles propuestos tienen los mismos valores de máxima simplicidad. Abreviaturas como en la figura 1.

—Hipótesis IV.- Similitud de hábitat interinsular.

Variantes:

- a) Ecosistemas naturales.
- b) Subregiones fitoclimáticas.
- c) Geomorfología.
- d) Series de vegetación.

—Hipótesis V.- Similitud climática interinsular.

—Hipótesis VI.- Actividad humana.

Variantes:

- a) Actividad humana directa.
- b) Actividad humana indirecta.

Los enunciados de estas hipótesis y de sus correspondientes variantes siguen un procedimiento similar: la composición de la fauna actual de tenebriónidos de las Islas Canarias es el resultado de (proceso aludido en cada hipótesis), de modo que las islas que presenten una mayor similitud respecto a (proceso invocado por la hipótesis o por la variante) compartirán una tenebrionofauna semejante. Desde un punto de vista operativo, cada hipótesis sin variantes y cada variante se traduce en un árbol de relaciones esperadas entre islas según los valores de las variables, reales o transformados, que han sido utilizados para formalizar la correspondiente hipótesis o variante. Un tal procedimiento permite comparar hipótesis entre sí de forma objetiva y cuantificable, al considerar el poblamiento faunístico de las islas y comprobar cuál de las relaciones interinsulares esperadas según cada hipótesis implica un menor número de procesos de colonización o extinción. Se considerará que un mismo proceso explica la colonización de varias islas cuando estas islas están directamente relacionadas, según el patrón de relaciones interinsulares esperadas a partir de la hipótesis que se está comprobando.

Siguiendo el principio de la máxima simplicidad, se asume que la mejor hipótesis es aquella que presenta una menor LA y mayores valores de los IC e IR. En el presente caso, la mejor hipótesis de todas las comparadas ha sido la 3g (Tabla 2), por lo que cabe concluir que la composición de la fauna actual de tenebriónidos de las islas Canarias es el resultado de un proceso de colonización dentro del archipiélago, de modo que las islas más próximas y, además, con superficies y altitudes máximas similares comparten una biota más semejante (Fig. 5a).

Esta misma hipótesis es también la que mejor explica la distribución actual de las especies endémicas (Tabla 2).

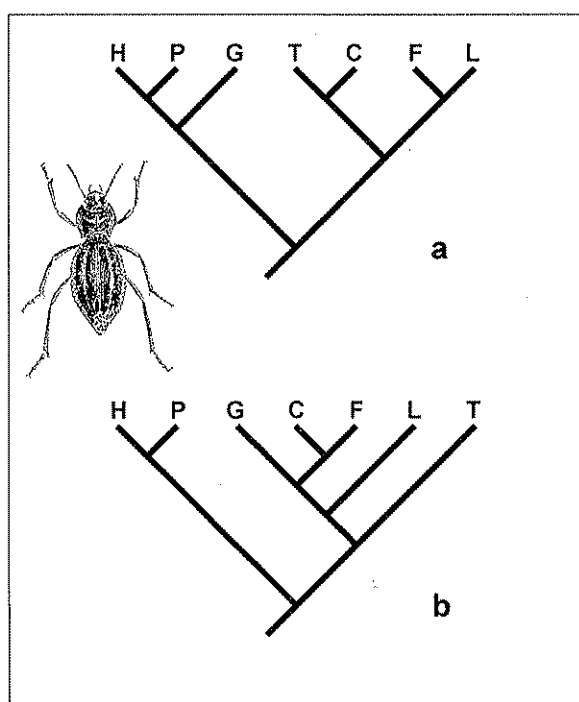


Fig. 5.- A) Relaciones interinsulares predichas por la hipótesis de la colonización entre islas, incluyendo la variante de distancia, superficie y altitud máxima de cada isla. Dicha hipótesis ha resultado ser la que mejor explica los intercambios faunísticos recientes que han tenido lugar en el archipiélago. B) Relaciones interinsulares predichas por la hipótesis de la edad geológica, que ha resultado ser la segunda mejor hipótesis para explicar los intercambios faunísticos recientes. Abreviaturas como en la figura 1.

Obsérvese en dicha tabla que los valores de LA, IC e IR son los mismos que los obtenidos en el árbol que representa el patrón de distribución actual de las especies endémicas, lo que refleja el gran poder explicativo que tiene la hipótesis seleccionada. Además, tal coincidencia de valores significa que sería posible encontrar una hipótesis con un poder explicativo semejante pero nunca superior. No es éste el caso cuando se toman en consideración todas las especies, ya que sería posible hallar otra hipótesis alternativa con uno o dos pasos menos (LA del árbol patrón = 160 frente a LA de la hipótesis 3g = 162) que tendría, por tanto, mayor poder explicativo.

Tabla 2

Longitud (LA), Índice de consistencia (IC) e Índice de retención (IR) de los árboles obtenidos en el patrón más parsimonioso y cada una de las hipótesis para la fauna total y endémica de los tenebriónidos.

	TODAS LAS ESPECIES			ENDEMISMOS		
	LA	IC	IR	LA	IC	IR
PATRÓN	160	0,806	0,659	109	0,862	0,717
Hipótesis I	164	0,787	0,615	110	0,855	0,698
Hipótesis II						
Variante a)	190	0,679	0,330	128	0,734	0,358
Variante b)	189	0,683	0,341	132	0,712	0,283
Variante c)	177	0,729	0,473	115	0,817	0,604
Variante d)	168	0,768	0,571	112	0,839	0,660
Hipótesis III						
Variante a)	175	0,737	0,495	112	0,839	0,660
Variante b)	201	0,642	0,209	137	0,686	0,189
Variante c)	183	0,705	0,407	118	0,797	0,547
Variante d)	179	0,721	0,451	114	0,825	0,623
Variante e)	168	0,768	0,571	112	0,839	0,660
Variante f)	168	0,768	0,571	114	0,825	0,623
Variante g)	162	0,796	0,637	109	0,862	0,717
Hipótesis IV						
Variante a)	181	0,713	0,429	117	0,803	0,566
Variante b)	166	0,777	0,593	112	0,839	0,660
Variante c)	212	0,608	0,088	143	0,657	0,075
Variante d)	185	0,697	0,385	122	0,770	0,472
Hipótesis V	176	0,733	0,484	113	0,832	0,642
Hipótesis VI						
Variante a)	201	0,642	0,209	141	0,667	0,113
Variante b)	199	0,648	0,231	137	0,686	0,189

Cabe destacar que otras técnicas estadísticas, como las basadas en medidas de similitud faunística, no son apropiadas para comparar hipótesis, ya que producen un único árbol de similitud entre islas que forzosamente ha de ser interpretado *a posteriori*. Sería posible aplicar el test de Mantel (1967) para comparar la matriz de similitud faunística con las matrices de similitud entre islas generadas según cada hipótesis y variante, pero aún así sólo se podrían establecer diferencias entre las hipótesis que correlacionan significativamente con la matriz de similitudes faunísticas y las que no, sin poder establecer diferencias claras entre las correlaciones significativas obtenidas.

CONSIDERACIONES FINALES

A primera vista puede parecer que los resultados obtenidos por Juan et al. (1995, 1996 y 1997), cuyo punto de partida es la utilización de métodos filogenéticos, y la hipótesis aquí propuesta para explicar los resultados derivados del PAE no son congruentes, pero tan sólo se trata de una

cuestión más aparente que real. En la configuración de cualquier patrón de distribución biótica intervienen tanto factores históricos como ecológicos; ambos operan a distinta escala temporal y provocan respuestas espaciales que reflejan el grado de sensibilidad que manifiesta cada grupo frente a un tipo u otro de procesos (Vargas et al., 1998). Hay grupos de organismos cuya distribución actual todavía está fuertemente condicionada por procesos históricos, mientras que otros se caracterizan por depender estrechamente de determinadas condiciones ambientales que han llegado a amortiguar la secuela dejada por los procesos históricos, como ocurre respectivamente con los anfibios y reptiles en Europa (Vargas y Real, 1997).

De la presente investigación se desprende que la distribución actual de los tenebriónidos en las Islas Canarias está determinada por factores relacionados con las distancias interinsulares, la superficie y la altitud máxima de cada isla. Sin embargo, no cabe duda de que los procesos históricos han jugado también un papel decisivo. De hecho, como se puede constatar en la tabla 2, la segunda hipótesis que mejor explica las causas del actual reparto en el archipiélago alude a la edad

geológica de las islas, en el sentido de que las islas cuya edad geológica es más afín comparten entre sí una biota más similar que respecto a las restantes islas. Estos resultados no contradicen las conclusiones obtenidas por Juan et al. (1995, 1996 y 1997), basadas tal vez en una interpretación *ad hoc* de sus resultados, sino que se limitan a resaltar la mayor incidencia de otros factores que, al menos para todos los tenebriónidos en

conjunto, explican de forma más precisa el patrón actual de distribución de dicho grupo. Asimismo, los resultados que aquí se aportan apoyan los obtenidos por Oromí (1982a), mientras que la segunda mejor hipótesis explicativa es compatible con la opinión generalizada de que la colonización del archipiélago ha tenido lugar siguiendo un flujo preferencial en sentido este-oeste.

BIBLIOGRAFÍA

- ANCOECHEA, E., FUSTER, J. M., IBARROLA, E., CENDRERO, A., COELLO, J., HERNÁN, F., CANTAGREL, J. M. & JAMOND, C., 1990. Volcanic evolution of the Island of Tenerife (Canary Islands) in the light of new K-Ar data. *J. Vol. Geotherm. Res.*, **44**: 231-249.
- ANGUITA, F. & HERNÁN, F., 1975. A propagating fracture model versus a hot spot origin for the Canary Islands. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **27**: 11-19.
- BÁEZ, M., 1982. Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. *Instituto de Estudios Canarios*, Volumen 50 Aniversario, Tomo I. (Ciencias): 22-70.
- BRAMWELL, D., 1976. The endemic flora of the Canary Islands; Distribution, Relationships and Phytogeography. En: G. KUNKEL (ed.) *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Dr. W. Junk Publishers, B.V., The Hague: 207-240.
- BROWN, J. H., 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *Am. Nat.*, **105**: 467-478.
- BUSCH, M. B. & WHITTAKER, R. J., 1991. Krakatau: colonization pattern and hierarchies. *J. Biogeogr.*, **18**: 341-356.
- CARLSQUIST, S., 1965. *Island life. A natural history of the islands of the world*. Natural History Press, Garden City, New York.
- COELLO, J., CANTAGREL, J. M., HERNÁN, F., FUSTER, J. M., IBARROLA, I., ANCOECHEA, E., CASQUET, C., JAMOND, C., DÍAZ DE TERÁN, J. R. & CENDRERO, A., 1992. Evolution of the eastern volcanic ridge of the Canary Islands based on new K-Ar data. *J. Vol. Geotherm. Res.*, **53**: 251-274.
- DE SALLE, R., FREEDMAN, T., PRAGER, E. M. & WILSON, A. C., 1987. Tempo and mode of sequence evolution in mitochondrial DNA of Hawaiian *Drosophila*. *J. Mol. Evol.*, **26**: 157-164.
- ESPAÑOL, F. & LINDBERG, H., 1963. Coleópteros Tenebriónidos de las Islas de Cabo Verde. *Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol.*, **15**: 1-51.
- FARRIS, J. S., 1989a. The retention index and homoplasy excess. *Syst. Zool.*, **38**: 406-407.
- FARRIS, J. S., 1989b. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, **5**: 417-419.
- FERAUD, G., GIANNERINI, G., CAMPREDON, R. & STILLMAN, C. J., 1985. Geochronology of some Canarian dike swarms: contribution to the volcano-tectonic evolution of the archipelago. *J. Vol. Geotherm. Res.*, **25**: 29-52.
- FITCH, W. M., 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Syst. Zool.*, **20**: 406-416.
- FITCH, W. M. & MARGOLIAS, E., 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science*, **155**: 279-284.
- GUERRERO, J. C., REAL, R. & VARGAS, J. M., 1997. Corología de los reptiles de la Macaronesia. En: J. M. PLEGUEZUELOS (ed.) *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada: 421-429.
- HAILA, Y., 1986. On the semiotic dimension of ecological theory: the case of island biogeography. *Biology and Philosophy*, **1**: 377-387.
- HAILA, Y. & JÄRVINEN, O. 1982. The role of theoretical concepts in understanding the ecological theatre: a case study in island biogeography. En: E. SAARINEN (ed.) *Conceptual issues in ecology*. D. Reidel, Dordrecht: 261-278.
- JOGER, U., 1984. Die radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien (Reptilian: Sauria: Gekkonidae). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **71**: 91-111.
- JOGER, U., 1985. Biochemical and immunological data on the systematic position of the gecko of the Selvages Islands. *Bonn. zool. Beitr.*, **36**: 307-314.
- JUAN, C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M., 1995. Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae). *Proc. R. Soc. Lond. B* **261**: 173-180.
- JUAN, C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M., 1996. Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the Canary Islands deduced from Cytochrome Oxidase I mitochondrial DNA sequences. *Heredity*, **76**: 492-403.
- JUAN, C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M., 1997. Molecular Phylogeny of Darkling Beetles from the Canary Islands: Comparison of Inter Island Colonization Patterns in Two Genera. *Biochem. Syst. Ecol.*, **25**: 121-120.
- KLUGE, A. G. & FARRIS, J. S., 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.*, **18**: 1-32.
- LUNDBLAD, O., 1958. Die Arthropodafauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reine von Prof. Dr. O. Lundblad Juli-August 1935. XXXV. Die Kaferfauna der Insel Madeira. *Ark. f. Zool. Ser. 2*, **11**, **30**: 461-524.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MADDISON, W. P. & MADDOSN, D. R., 1987. *MacClade, version 2.1*. Cambridge, Massachusetts.
- MANTEL, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, **27**: 209-220.
- MARTIN, J.-L. & LEPART, J., 1989. Impoverishment in the bird community of a Finnish archipelago: the role of island size, isolation and vegetation structure. *J. Biogeogr.*, **16**: 159-172.
- MYERS, A. A., 1991. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **1**(1): 24-29.
- OROMÍ, P., 1982a. Los tenebriónidos de las Islas Canarias. *Instituto de Estudios Canarios*, Volumen 50 Aniversario, Tomo I. (Ciencias): 265-292.
- OROMÍ, P., 1982b. Distribución de los Tenebrionidae (Coleoptera) en las Islas Atlánticas. *Bolm. Soc. port.*, **7**(Supl. A): 215-231.
- OROMÍ, P., MARTÍN, J. L., MEDINA, A. L. & IZQUIERDO, I., 1991. The evolution of the Hypogean fauna in the Canary Islands. En: E. C. Dudley (ed.) *The unity of evolutionary biology*. Discorides Press, Portland.
- PARLANTI, C., LANZA, B., POGGESI, M. & SBORDONI, V., 1988. Anfibi e rettili delle isole del Mediterraneo: un test dell'ipotesi dell'equilibrio insulare. *Bull. Ecol.*, **19**(2-3): 335-348.
- PEYERIMHOFF, P., 1946. Les Coléoptères des Atlantides et l'élément atlantique. *Mém. Soc. Biogéogr.*, **8**: 153-197.
- PIELOU, E. C., 1979. *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York.
- PINTO, F. M., BREHM, A., HERNÁNDEZ, M., LARRUGA, J. M., GONZÁLEZ, A. M. & CABRERA, V. M., 1997. Population Genetic Structure and Colonization Sequence of *Drosophila subobscura* in the Canaries and Madeira Atlantic Islands as inferred by Autosomal, Sex-Linked and mtDNA Traits. *J. Hered.*, **88**: 108-114.

- PLATNICK, N. I. & NELSON, G., 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, **33**: 328-335.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1993. Clasificación bioclimática de la Tierra. *Folia Botanica Matritensis*, **10**: 1-23.
- ROSEN, B. R., 1984. Reef coral biogeography and climate through the late Cenozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands. En: P. J. BENCHLEY (ed.) *Fossils and climate. Geol. J. Special Issue*, **11**: 201-262.
- ROSEN, B. R., 1988. Biogeographic patterns: a perceptual overview. En: A. MYERS & P. S. GILLER (eds.) *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London: 23-55.
- SCHMINCKE, H-U., 1976. The geology of the Canary Islands. En: G. KUNKEL (ed.) *Biogeography and ecology in the Canary Islands*. Dr. W. Junk Publishers, B.V., The Hague: 67-184.
- SWOFFORD, D. L., 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 3.1.1*. User's manual. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- THORPE, R. S., MCGREGOR, D. P. & CUMMING, A. M., 1993a. Population evolution of Canary Island lizards (*Gallotia galloti*): 4-base endonuclease restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA. *Biol. J. Linn. Soc.*, **49**: 219-227.
- THORPE, R. S., MCGREGOR, D. P. & CUMMING, A. M., 1993b. Molecular phylogeny of the Canary Island lacertids (*Gallotia*): mitochondrial DNA restriction site divergence in relation to sequence divergence and geological time. *J. Evol. Biol.*, **6**: 725-735.
- THORPE, R. S., MCGREGOR, D. P., CUMMING, A. M. & JORDAN, W. C., 1994. DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history: mtDNA RFLP, cytochrome B, cytochrome oxidase, 12S rRNA sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution*, **48**: 230-240.
- VARGAS, J. M., 1992a. Un ensayo en torno al concepto de Biogeografía. En: J. M. VARGAS, R. REAL & A. ANTÚNEZ (eds.) *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología. Monogr. Herpetol.*, **2**: 73-84.
- VARGAS, J. M., 1992b. Escuelas y tendencias en Biogeografía histórica. En: J. M. VARGAS, R. REAL & A. ANTÚNEZ (eds.) *Objetivos y métodos biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología. Monogr. Herpetol.*, **2**: 73-84.
- VARGAS, J. M. & REAL, R., 1997. Biogeografía de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica. En: J. M. PLEGUEZUELOS (ed.) *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada: 309-320.
- VARGAS, J. M., REAL, R. & GUERRERO, J. C., 1998. Biogeographical regions of the Iberian Peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography*, **21**: 371-382.
- WILLIAMSON, M., 1989. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. Guest Editorial. *J. Biogeogr.*, **16**: 3-4.
- ZUCKERKANDL, E. & PAULING, L., 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. En: BRYSON, J. & VOGEL, H. J., (eds.) *Evolving Genes and Proteins*. Academic Press, New York: 97-165.