

# *El Indiferente*

CENTRO DE EDUCACIÓN AMBIENTAL MUNICIPAL

PLAN DE RECUPERACIÓN DE

## LAGARTO GIGANTE DE EL HIERRO

LA FLORA VASCULAR TERRESTRE  
EN EL CATÁLOGO DE ESPECIES AMENAZADAS DE CANARIAS

## LOS ZIFIOS EN LAS ISLAS CANARIAS

LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS DEL TASAIGO

EL IMPACTO DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS  
SOBRE EL MEDIOAMBIENTE DE LAS ISLAS CANARIAS DURANTE LA PREHISTORIA

# EVOLUCIÓN DE PLANTAS CANARIAS

## investigación sobre hiedras, acebuches y jaras

Pablo Vargas y Virginia Valcárcel

Las islas oceánicas, o islas volcánicas que surgieron del fondo marino, han facilitado a los biólogos disponer de un espacio pequeño, de una edad conocida y de múltiples procesos evolutivos donde estudiar los patrones inherentes en la creación de nuevas especies (**especiación**). Mientras que en los continentes los cambios evolutivos se suelen producir lentamente, en las islas oceánicas se aceleran como consecuencia de una característica fundamental de las islas: su alto grado de aislamiento. La ausencia de contacto entre las poblaciones insulares y las originales del continente, así como entre distintas islas dentro un mismo archipiélago (aislamiento por distancia) o diferentes hábitats dentro de una misma isla (aislamiento ecológico), favorece el proceso de formación de nuevas especies. Cuanto mayor sea el número de islas oceánicas (dentro de un archipiélago) y de medios ecológicos (dentro de una misma isla), mayor será el número de especies que albergue cada archipiélago. Por ello, un elevado número de especies exclusivas (endémicas) refleja, en gran medida, los largos procesos de aislamiento que han tenido lugar. Ejemplos clásicos son los archipiélagos de Hawai, Galápagos, Cabo Verde, Madeira y Canarias.

Las islas Canarias surgieron del fondo del océano Atlántico frente a las costas occidentales de África por la elevación de tierras sumergidas como resultado de la actividad volcánica<sup>1</sup>. Como es lógico, las islas así emergidas estaban desprovistas completamente de vegetación y fauna, por

lo que todo ser vivo terrestre nativo de las islas que a día de hoy habite en este tipo de archipiélagos tuvo que llegar en última instancia migrando desde los continentes (principalmente africano y europeo) y colonizar este nuevo territorio. Ya Charles Darwin llamaba la atención sobre este proceso en uno de los capítulos del *Origen de las especies* con las siguientes palabras: “Una isla oceánica, por ejemplo, que se ha levantado y formado a algunos centenares de millas de distancia de un continente tiene, probablemente que reci-

bir de éste, en el transcurso del tiempo, algunos colonos, y sus descendientes, aunque modificados, han de estar todavía relacionados con los habitantes del continente”. Alternativamente, otras islas cercanas al archipiélago canario (como por ejemplo las de Madeira y Cabo Verde) han servido de fuente de semillas que previamente consiguieron establecerse por el mismo mecanismo de dispersión a larga distancia desde los continentes<sup>2</sup>.

Las llamadas “Islas Afortunadas” han suscitado gran atracción por parte de naturalistas, historiadores y geógrafos desde la historia antigua hasta nuestros días. El mito creado por fenicios, griegos y romanos al relacionar las islas con un jardín de gran riqueza botánica ha sido sin duda comprobado científicamente con posterioridad. Los científicos han encontrado en estas islas un auténtico laboratorio natural donde poder estudiar los lentos procesos de la **evolución**, que en las islas volcánicas se ven acelerados gracias a una escasa competencia inicial con otras especies, la disponibilidad de nuevos hábitats y la escasez de **flujo génico** por aislamiento. El conjunto de vegetales que habitan las islas Canarias forma parte de una región florística más amplia: Macaronesia. El término Macaronesia fue inicialmente usado en el siglo XIX por el botánico inglés Philip B. Webb para describir las características florísticas comunes al conjunto de islas formadas por los archipiélagos de Azores, Madeira, Canarias, Salvajes y Cabo Verde. Algunos elementos florísticos macaronésicos, como el drago *Dracaena draco*, se han encon-



Los hábitats de Canarias se corresponden con los diferentes cinturones de vegetación que van apareciendo de manera escalonada en la superficie insular. Tabaibal del Parque Rural de Teno (Tenerife), típico de la vegetación xerófila.

Fotos Nicolás Martín.



Sólo los jarales del juagarso *Cistus monspeliensis*, especie que se detalla en la foto, abundan como consecuencia de la degradación de los pinares de cotas bajas y bosques termófilos. Foto Pablo Vargas.

trado en el continente africano frente a las islas Canarias, por lo que ciertos fitogeógrafos incluyen estos territorios africanos en la misma región florística.

La mayor diversidad biológica del archipiélago canario, en comparación con los otros archipiélagos macaronésicos, obedece a causas adicionales<sup>3</sup>. Las islas Canarias se sitúan en latitudes próximas al trópico de Cáncer, donde las condiciones climatológicas de luz y temperatura son adecuadas para albergar una mayor diversidad de especies. La influencia climática, predominantemente sahariana en las tres islas más orientales (Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote) y principalmente oceánica en las cuatro más occidentales (El Hierro, La Palma, La Gomera y Tenerife), proporciona a las plantas ambientes climáticos bien contrastados donde diferenciarse. Las condiciones locales que aparecen por el acusado contraste altitudinal —desde el nivel del mar hasta cimas como las del Teide en Tenerife (3.718 m) y el roque de Los Muchachos en La Palma (2.423 m)— proporcionan a las plantas múltiples hábitats susceptibles a ser colonizados. Además, el origen relativamente antiguo de sus islas (unos 21 millones de años desde la aparición de la isla más antigua, Fuerteventura) y las benignas condiciones climáticas han permitido albergar tanto antiguas especies como generar otras nuevas (especiación). Los fósiles nos dicen que Canarias actuó

como refugio para muchos elementos florísticos de Europa y norte de África durante las glaciaciones acontecidas en el Mioceno (entre 23-1,75 millones de años) y Pleistoceno (1.750.000–10.000 años). Este cambio climático severo en el continente tuvo como consecuencia inmediata que muchas especies afri-



Las altas cotas que encontramos en el Teide (Tenerife) sólo permiten crecer a pequeñas plantas herbáceas y a algún taginaste, como el rojo *Echium wildpretii*, que se detalla en la fotografía. Foto F. García Maroto.

canas y europeas se extinguieron en los continentes, pero algunas pudieron sobrevivir refugiadas en estas islas al albergar de los fríos, como se observa actualmente en algunos medios ecológicos. Por ejemplo, las islas Canarias albergan especies propias de laurisilva (formaciones de laurel y especies con hojas parecidas) que han sido encontradas en el sur de Europa como fósiles de épocas con clima subtropical.

Aunque la mínima distancia de una isla canaria (Fuerteventura) a la masa continental más próxima (El Sáhara) es menor que la de otros archipiélagos macaronésicos, la centena de kilómetros de separación ha sido suficientemente importante para favorecer el aislamiento y la formación de especies únicas. En concreto, se estima que 583 especies de las 1.770 plantas nativas habitan únicamente en determinadas islas del archipiélago canario, lo que supone un índice de endemismo del 33%<sup>4</sup>.

Cualquiera que conozca especies continentales y canarias de cualquier género quedará realmente sorprendido al observar el aspecto que presentan las plantas insulares, ya que a menudo adquieren portes majestuosos, pudiendo incluso llegar en algunos casos a presentar formas arbóreas en un proceso

evolutivo que se denomina “gigantismo”. Ha resultado históricamente difícil de entender que los taginastes (especies arbustivas del género *Echium*) se han formado como consecuencia de una sobresaliente diferenciación a partir de un antepasado herbáceo, e incluso anual, procedente del continente. Este fenómeno, lejos de ser un hecho esporádico, es también muy común en otras islas volcánicas como ocurre con los “silverswords” (de la familia de las Compuestas) de Hawai y las escalesias (también de la familia de las Compuestas) de Galápagos. Además de estos cambios en sus portes, las plantas insulares suelen presentar las siguientes tendencias evolutivas: disminución e incluso pérdida de la capacidad de dispersión de sus semillas, aumento del tamaño de sus flores y expresión de colores muy llamativos, y separación del sexo en individuos masculinos y femeninos (plantas dioicas), entre otras. El sentido evolutivo de estos cambios que se producen de manera independiente en especies de géneros y familias muy diferentes (**convergencia adaptativa**) resulta intrigante y es, no en vano, el foco de un controvertido debate entre los especialistas acerca de los patrones inherentes a estos procesos evolutivos.

Otro aspecto que sorprende a los naturalistas e investigadores de la evolución vegetal es el elevado número de especies dentro de un mismo género, que supone una gran diferenciación en formas. Cuando este proceso se produce rápidamente, como consecuencia de una colonización de nuevos territorios y hábitats disponibles, se denomina **radiación adaptativa**. Los estudios más recientes revelan que, a pesar del gran número de especies dentro de un mismo grupo vegetal de las islas Canarias (por ejemplo *Echium*, 30 especies), todas sus especies han adquirido nuevas formas a partir de un solo antepasado que se dispersó y se estableció en una única ocasión. Por el contrario, se han descrito ciertos casos en los que las especies de un mismo género parecen haberse originado a partir de distintos antepasados que llegaron a las islas macaronésicas para originar las malvas de risco *Lavatera* spp., las hiedras *Hedera* spp., los acebos *Ilex* spp., los acebuches *Olea europaea* ssp. y las tabaibas *Euphorbia* spp., entre otras. Esto implicaría que alcanzaron las

islas en varias ocasiones. Estos casos se suelen dar en aquellos géneros cuyos frutos o semillas están preparados para migrar a larga distancia, como los frutos carnosos dispersados por los pájaros (zoocoria) o los frutos con estructuras de vuelo dispersados por el viento (**anemocoria**).

### ¿Qué síndromes de dispersión fueron favorecidos en la colonización de Canarias?

La exitosa colonización en islas oceánicas implica dispersión desde la población fuente (generalmente desde el continente) y su posterior establecimiento, que está determinado por pro-



El gigantismo es una característica propia de las islas oceánicas, por lo que podemos encontrar el mismo fenómeno en las floras de archipiélagos muy alejados.

Arriba Las hojas de los hawaianos “silverswords” (*Dubautia* spp., *Wilkesia* spp. y *Argyroxiphium* spp.) tienen en ocasiones hojas en forma de hoja de espada y la misma característica que algunos taginastes que mueren tras una explosiva floración. En la fotografía, un ejemplar de *Argyroxiphium sandwicense* del Parque Nacional Haleakalae (Maui).

Abajo El género de las escalesias es el más abundante en Galápagos, con 15 especies, y todas ellas han adquirido portes arbustivos o arbóreos. En la fotografía *Scalesia affinis*, y en el detalle la abeja carpintera *Xilocopa darwinini* polinizando flores de *S. helleri*. Fotos Pablo Vargas.



Tres especies de hiedras han especiado en tres archipiélagos macaronésicos: la hiedra de Azores *Hedera azorica*, la hiedra de Madeira *H. maderensis* y la hiedra canaria *H. canariensis*.

Arriba En la fotografía se muestra una infrutescencia de la hiedra canaria con los característicos frutos carnosos que sirven de alimento a un gran número de pájaros.

Abajo Al llegar a Canarias las hiedras encontraron polinizadores (abejas, avispas, moscas, etc.) parecidos a los que visitan a la hiedra común *H. helix* del continente. Fotos Pablo Vargas.



cesos estocásticos y múltiples factores tales como geografía, interacciones ecológicas y características propias de las plantas. Si bien todos estos factores son básicos para cualquier colonización, nos vamos a centrar en el primer paso para una exitosa colonización: la dispersión. Observaciones directas de la llegada de semillas a una isla son actualmente difíciles de realizar, aunque algunos investigadores han centrado sus estudios en este aspecto visitando lugares frecuentados por aves. Es más, resulta imposible identificar el vector concreto (pájaros, viento, mar, etc.)

responsable de la llegada y establecimiento de los primeros colonizadores que originaron la actual flora de Canarias. Nadie estuvo allí para tener certeza. No obstante, las **filogenias** basadas en marcadores moleculares permiten reconstruir si un determinado síndrome se ha visto favorecido para una dispersión a larga distancia, como es el espacio amplio situado entre las islas Canarias y el continente. Por ello, la pregunta abordable desde un punto de vista científico sería ¿ha habido un **síndrome de dispersión** favorecido para la dispersión de plantas a las islas Canarias? Las reconstrucciones filogenéticas basadas en numerosas filogenias de diferentes grupos vegetales con semilla se recogen en una reciente publicación<sup>5</sup>. Las conclusiones que podemos extraer de estos estudios son:

- En primer lugar se puede deducir que los antepasados que colonizaron Canarias no sufrieron ningún cambio morfológico que variara el síndrome de dispersión, aunque se formaran numerosas especies nuevas.

- En segundo lugar hay que decir que más de un antepasado de un mismo género consiguió colonizar las islas de forma independiente, lo que supone el recurrente éxito de un mismo síndrome de dispersión en ciertos casos.

- No sólo las plantas con adecuados síndromes para su dispersión a larga distancia tuvieron éxito en colonizar las islas Canarias. Un sorprendente número de géneros colonizaron los distintos archipiélagos macaronésicos a pesar de poseer frutos muchas veces en forma de cápsula con pequeñas semillas sin ningún tipo de estructura útil para un viaje tan largo.

Basándose en características morfológicas de las especies, el botánico David Bramwell<sup>6</sup> estimó que 186 funda-

dores debieron generar la totalidad de la flora nativa actual canaria siguiendo la siguiente proporción: 63 antepasados (34%) por dispersión tras ingestión por pájaros (endozoocoria); 35 (19%) por dispersión mediante adhesión externa a pájaros (epizoocoria); 48 (26%) por dispersión por viento (anemocoria); 8 (4%) por dispersión acuática (hidrocoria); y 32 (17%) no pudieron ser asignados. Las recientes reconstrucciones filogenéticas de los tipos de diáspora para 38 grupos de vegetales nos han servido como muestra de la flora canaria para estimar que los síndromes de los primeros colonizadores se distribuyeron de la siguiente manera: 13 endozoócoros (34%), 3 epizoócoros (8%), 3 anemócoros (8%), 6 hidrócoros (16%), 9 sin síndrome a larga distancia (24%) y 4 inciertos (10%)<sup>5</sup>. Por lo tanto, si extrapolamos estas estimaciones para el resto de las especies canarias podremos observar una gran coincidencia con las estimaciones de Bramwell<sup>6</sup>. De estos datos se debe destacar no sólo la esperada dispersión con síndromes zoócoros (42%), sino la exitosa colonización de Canarias por parte de un gran grupo de plantas (24%) sin un aparente mecanismo específico para su dispersión a territorios tan remotos.

A continuación resumimos los resultados más interesantes de nuestras investigaciones de los últimos años en tres grupos de plantas: hiedras, acebuches y jaras.

#### Múltiples colonizaciones de hiedras a Macaronesia

Las hiedras son plantas de hoja perenne que acostumbran a medrar en lugares frescos al cobijo de los árboles o de roquedos sobre los que trepan. Aunque se distribuyen de forma natural desde Japón hasta Azores, sólo se reconocen unas 13 especies con un centro de diversidad situado al oeste de la cuenca mediterránea<sup>7</sup>. Las tres especies de hiedras macaronésicas tienen un aspecto similar a las especies del continente y habitan principalmente en bosques húmedos (laurisilva y fayal-brezal) de Azores (*Hedera azorica*), Madeira (*H. maderensis*) y Canarias (*H. canariensis*). Las flores polinizadas por los insectos y los frutos carnosos dispersados por los pájaros tienen un aspecto similar entre estas especies y las del continente, mientras que las diferencias más notables se encuentran en caracteres



de los pelos de las yemas foliares. En concreto, la hiedra canaria desarrolla pelos escamosos rojizos como los de la hiedra maderense, a diferencia de la hiedra de Azores y las hiedras del continente europeo que son blanquecinos y con largos radios. Resultados genéticos del linaje materno (**genoma plastidial**) y del genoma materno-paterno (**genoma nuclear**) son congruentes con la hipótesis de múltiples colonizaciones independientes a cada uno de los tres archipiélagos<sup>8</sup>. Una vez llegaron a las islas se produjo un proceso de especiación de manera que resultó en la formación de una sola especie endémica en cada uno de los archipiélagos macaronésicos. No hay pruebas fehacientes de que las palomas frugívoras y/u otros pájaros consiguieran dispersar de forma exitosa semillas de hiedras de unos archipiélagos a otros, tal y como se hipotetizó hace varias décadas<sup>9</sup>. Los estudios filogenéticos también nos indican un proceso temporal de colonización por el que las islas Canarias fueron colonizadas muy pronto, mientras que Azores y, sobre todo, Madeira recibieron los antepasados de sus hiedras en tiempos mucho más recientes. Ahora tratamos de descubrir cuáles fueron los patrones de dispersión entre las islas occidentales, que son las habitadas por la hiedra canaria (tesis doctoral en curso de Virginia Valcárcel, Real Jardín Botánico de Madrid).

Las investigaciones genéticas indican que el pariente vivo más próximo del acebuche canario es el acebuche marroquí (subsp. *maroccana*).

Foto Pablo Vargas.



Los acebuches pertenecen a una sola especie (*Olea europaea*) con seis subespecies. En las islas Canarias encontramos una de ellas (subsp. *guanchica*), que es endémica del bosque termófilo.

Foto Pablo Vargas.

y *guanchica*) presentan sutiles diferencias morfológicas en el tamaño de las hojas y frutos, además de interesantes diferencias genéticas, que sirvieron para describir una subespecie endémica de Canarias (subsp. *guanchica*) en tiempos recientes<sup>10</sup>. Por una parte, el genoma nuclear (heredado de la madre y del padre) indica relaciones entre el acebuche canario y los acebuches marroquí (subsp. *maroccana*) y sahariano (subsp. *laperrinei*). Por otra, el genoma contenido en los **plastos** de las semillas (únicamente materno) relaciona el acebuche canario con los acebuches marroquí y maderense<sup>11</sup>. Por tanto, el acebuche marroquí, que ahora se encuentra justo en frente a la isla de Lanzarote (distribuido únicamente por las montañas de Agadir), parece ser el pariente más próximo física y genéticamente al acebuche canario. No obstante, nosotros seguimos investigando sobre las características genéticas del acebuche canario y las relaciones con sus parientes más próximos por medio de otras técnicas moleculares (AFLPs, SSRs y genes de copia simple), así como estudiando procesos de cambio evolutivo relacionados con la adaptación a hábitats canarios (tesis doctoral en curso de Carlos García-Verdugo, Real Jardín Botánico de Madrid). Nuestra hipótesis de trabajo parte de datos de huella genética (ISSRs y RAPDs) anteriores que sugieren que se produjo una colo-



Arriba Las cinco jaras de flores rosas endémicas de las islas Canarias tienen sus parientes más próximos en las jaras del continente africano, como la jara macho *Cistus creticus*. Algunas de estas especies endémicas canarias son la jara de Tamadaba *C. ochreatus* de Gran Canaria Medio y el amagante *C. symphytifolius* Abajo, distribuido en las islas de El Hierro, La Gomera, La Palma, Tenerife y Gran Canaria. Fotos Pablo Vargas.

nización secuencial desde las islas más orientales a las más occidentales<sup>12</sup>. En esta investigación tenemos en cuenta que el ser humano no sólo ha sido una amenaza fatal para la supervivencia del bosque termófilo, sino también ha producido un gran deterioro en la pureza genética de las poblaciones canarias al plantar olivos en las islas orientales (Gran Canaria y Fuerteventura) que lamentable hibridan y van acabando con la singularidad genética del acebuche canario.

### Especiación de las jaras en Canarias

En la actualidad se considera que existen cinco especies de jaras con flores de color púrpura, que son endémicas de las islas de La Palma, La Gomera, Tenerife y Gran Canaria. Los resultados filogenéticos recientemente publicados empleando secuencias plastidiales (*matK* y *trnL-F*) y nucleares (nr ITS) sugieren que hubo una única colonización de jaras a Canarias que posteriormente daría origen a las especies endémicas de diversas islas<sup>13</sup>. Ahora nos queda por investigar cuáles han sido los procesos de especiación dentro del archipiélago canario que permitan interpretar su actual diferenciación morfológica y

ecológica (tesis doctoral en curso de Beatriz Guzmán, Real Jardín Botánico de Madrid). A pesar del significativo número de especies endémicas, las jaras canarias no han conseguido formar extensos jarales, a diferencia de ciertas especies continentales que forman parte de la vegetación dominante en el mediterráneo. Sorprendentemente, algunas jaras endémicas de Canarias se encuentran amenazadas (*Cistus osbaeckiaefolius* de Las Cañadas del Teide y *C. chinamadensis* en Anaga y La Gomera), pero presentan elevados niveles de diversidad genética<sup>14</sup>, lo que sugiere ciertas dificultades de tipo no genético para establecerse de forma tan exitosa como en el continente. Tampoco parece que su limitado papel en la vegetación canaria se deba a causas dispersivas. La facilidad con la que las especies han migrado a diferentes islas, antes o después de finalizar procesos de especiación, queda reflejada por (a) la presencia de diferentes subespecies de la misma especie en islas diferentes, (b) de los diferentes tipos genéticos (**haplotipos**) que comparten las poblaciones de distintas especies distribuidas en diferentes islas, y (c) la presencia de una especie continental de flores blancas (*C. monspeliensis*) que



llegó de manera independiente y que ha conseguido formar parte ampliamente de la vegetación potencial cuando el bosque termófilo es degradado.

Por todo lo dicho anteriormente se puede concluir que la flora de Canarias se configura a partir de diferentes grupos vegetales que llegaron a las islas por distintos medios y que consiguieron establecerse y evolucionar con singularidad. Dicha flora no deja de ser un crisol de exitosas llegadas de inmigrantes que por su heterogeneidad han dado al archipiélago un valor único en el mundo ■

### GLOSARIO

**Gigantismo.** Proceso evolutivo de desarrollo de la leñosidad que permite a las nuevas especies alcanzar grandes portes.

**Efecto fundador.** Colonización de un territorio a partir de un pequeño contingente dispersivo (frutos, semillas, esporas, etc.).

**Evolución.** Proceso de variación, selección natural y diferenciación de organismos.

**Flujo génico.** Corriente de intercambio de genes entre organismos.

**Laurisilva.** Vegetación propia de Macaronesia formada por árboles de hoja con la textura del cuero (coriáceas), y por tanto hojas similares a las del laurel (que permiten captar la humedad de las nubes).

**Convergencia adaptativa.** Obtención de una similar característica por medio de dos caminos evolutivos independientes como respuesta a las mismas condiciones ambientales.

**Radiación adaptativa.** Diferenciación súbita de múltiples linajes a partir de un mismo antepasado como consecuencia de la conquista de nuevos medios ecológicos.

**Anemocoria.** Síndrome dispersivo por el viento de cualquier tipo de diáspora (frutos, semillas, esporas, etc.).

**Síndrome de dispersión.** Conjunto de caracteres de una planta que favorecen su dispersión por medio de un específico medio de transporte.

**Filogenia.** Origen y relaciones de parentesco de los linajes de un mismo grupo.

**Plasto.** Orgánulo citoplasmático de los vegetales que se diferencia según sus funciones (cloroplasto, leucoplasto, amiloplasto, etc.).

**Haplotipos.** Tipo de marcadores del genoma con un solo complemento o genoma haploide.

**Genoma plastidial.** Restringido grupo de genes contenido en los plastos (que están reunidos en una sola molécula circular).

**Genoma nuclear.** Amplio grupo de genes contenido en el núcleo celular (que están reunidos en dos complementos cromosómicos en las especies diploides).

**Especiación simpátrida.** Proceso de diferenciación que da lugar a especies originadas en un mismo lugar a partir de un mismo antepasado.

**Especiación alopatrida.** Proceso de diferenciación que da lugar a especies originadas en distintos lugares a partir de un mismo antepasado.

### BIBLIOGRAFÍA

1. FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. & MARTÍN ESQUIVEL, J.L. 2001. *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa ediciones. 474 pp.

2. MARRERO, A. & FRANCISCO-ORTEGA, J. 2001. Evolución en islas: la forma en el tiempo. En: Fernández-Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa ediciones. 474 pp.

3. SANTOS, A. 2001. Flora vascular nativa. En: Fernández-Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.) *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*. Turquesa ediciones. 474 pp.

4. HANSEN, A. & SUNDIG, P. 1993. Flora de Macaronesia. Checklist of vascular plants. 4 revised edition. *Sommerfeltia* 17: 1-298.

5. VARGAS, P. (en prensa) Are Macaronesian islands refugia of relict plant lineages?: a molecular survey. In: Weiss, S.J. & Ferrand, N. (eds.) *Phylogeography in Southern European Refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.

6. BRAMWELL, D. 1985. Contribucion a la biogeografía de las Islas Canarias. *Botanica Macaronésica* 14: 3-34.

7. VALCÁRCCEL, V., FIZ, O. & VARGAS, P. 2003. Chloroplast and Nuclear Evidence for Multiple Origins of Polyploids and Diploids of *Hedera* (Araliaceae) in the Mediterranean Basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:1-20.

8. VARGAS, P., MCALLISTER, H., MORTON, C., JURY, S.L. & WILKINSON, M.J. 1999. Polyploid speciation in *Hedera* L.: phylogenetic and biogeographic insights based on chromosome counts and ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 219: 165-179.

9. RIDLEY, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. reeve & co., Kent.

10. VARGAS, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., HESS, J. & KADEREIT, J. 2001. *Olea europaea* subsp. *guanchica* and subsp. *maroccana* (Oleaceae), two new names for olive tree relatives. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58: 360-361.

11. BESNARD, G., RUBIO, R. & VARGAS, P. (en prensa). Plastid and nuclear DNA polymorphism reveals historical processes of isolation and reticulation in the olive tree complex (*Olea europaea* L.). *Journal of Biogeography*.

12. HESS, J., KADEREIT, J. & VARGAS, P. 2000. The colonization history of *Olea europaea* L. in Macaronesia based on internal transcribed spacer 1 (ITS-1) sequences, randomly amplified polymorphic DNAs (RAPD), and inter-simple sequence repeats (ISSR). *Molecular Ecology* 9: 857-868.

13. GUZMÁN, B. & VARGAS, P. 2005. Systematics, character evolution, and biogeography of *Cistus* L. (Cistaceae) based on ITS, trnL-trnF, and matK sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 644-660.

14. BATISTA, F., BAÑARES, A., CAUJAPÉ-CASTELLS, J., CARQUÉ, E., MARRERO-GÓMEZ, M. & SOSA, P.A. 2001. Allozyme diversity in three endemic species of *Cistus* (Cistaceae) from the Canary Islands: intraspecific and interspecific comparisons and implications for genetic conservation. *American Journal of Botany* 88: 1582-1592.

**Resultados de otras investigaciones se pueden encontrar recopilados en:**  
BALDWIN, B.G., CRAWFORD, D.J., FRANCISCO-ORTEGA, J., KIM, S.-C., SANG, T., STUESSEY, T.F. 1998. Molecular phylogenetic insights on the origin and evolution of oceanic island plants. In: Soltis, D.E., Soltis, P.S., Doyle, J.J. (eds.) *Molecular Systematics of Plants II DNA Sequencing*. Kluwer Academic Publishers, Boston. pp. 410-441.  
CARINE, M.A., RUSSELL, S.J., SANTOS-GUERRA, A. & FRANCISCO-ORTEGA, J. 2004. Relationships of the macaronesian and mediterranean floras: molecular evidence for multiple colonizations into Macaronesia and back-colonization of the continent in *Convolvulus* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 9: 1 1070-1085.

**Pablo Vargas es científico titular del CSIC y desarrolla su actividad investigadora en el Real Jardín Botánico de Madrid. Durante más de 10 años se ha especializado en el origen de la flora macaronésica desde el continente, empleando para ello filogenias basadas en marcadores genéticos. En concreto, ha conseguido una docena de publicaciones sobre la evolución de las saxífragas, hiedras, acebuches, jaras, enebros, geranios y margaritas.**

**Virginia Valcárcel es profesora de la Universidad Pablo de Olavide (Sevilla). En este momento se encuentra en la fase final de escritura de su memoria doctoral que contiene una revisión taxonómica de las hiedras en el mundo y múltiples análisis evolutivos sobre el origen de las 13 especies reconocidas.**