NÚMERO 22 • 2016

inDiferente

CIENCIA y DIVULGACIÓN

Química en el ambiente

AMENAZA SILENCIOSA PARA NUESTRA FAUNA

DIFUSIÓN GRATUITA. La Orotava. Tenerife. Islas Canarias [España]

[CENTRO DE EDUCACIÓN AMBIENTAL MUNICIPAL]

[LOS GRANÍVOROS EXTINTOS DE LA MACARONESIA]

LOS PÁJAROS OLVIDADOS

The forgotten birds: the extinct finches of Macaronesia.

Evolutionary studies of insular biotas are based on extant species despite such biotas represent reduced subsets of original faunas due to Late-Quaternary extinction events mediated by man. Therefore, the extinction of many taxa makes difficult to obtain a full understanding of the evolutionary history and ecological interactions of extant species. Morphological bill variation of common and blue chaffinches (*Fringilla coelebs* and *F. teydea*) has been studied in Macaronesia. Character displacement between both species has been argued to explain bill sizes. However, this explanation is incomplete, as similar bill patterns are recorded in common chaffinch populations from islands with and without blue chaffinches. The existence of several species of extinct greenfinches with variation in their beak sizes, suggests that the character displacement among extinct and extant finches has influenced patterns of divergence on these islands. Morphological analyses of an extinct species of Tenerife, the slender billed greenfinch *Carduelis aurelioi*, radiocarbon dating and the time of colonization and diversification among the extant finch species obtained from DNA sequences, provide the strongest evidence for these ancient interactions. Such a system with extinct and extant species prompts a re-thinking of the evolutionary and biogeographic history of macaronesian finches, where extinct taxa emerge as key species to understand the morphology and variation of the extant birds.

Juan Carlos Rando, Josep Antoni Alcover y Juan Carlos Illera

Las islas oceánicas han sido, y son, escenarios idóneos para la investigación de los fenómenos evolutivos[1,2,3]. Sin embargo, podemos afirmar que es imposible conocer con detalle estos fenómenos si solo se consideran las especies y poblaciones actuales, ya que estas son solo una parte —a veces muy pequeña— de un conjunto original mucho mayor. Esto es así porque los seres humanos han llegado a la mayoría de los rincones del planeta propiciando múltiples episodios catastróficos de extinción, y haciendo de las faunas insulares actuales representaciones depauperadas si las comparamos con las que existían antes de las colonizaciones humanas[4-8].

Los archipiélagos que integran la Macaronesia (Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde), con diferente número de islas, edad geológica, distancia al continente y colonizaciones humanas en momentos diferentes, son un modelo ideal para el estudio tanto de los fenómenos evolutivos como de los procesos de extinción acaecidos tras las arribadas humanas[9]. El presente artículo pretende exponer, de forma divulgativa, cómo el conocimiento de la morfología y la distribución de las especies de aves granívoras extintas de estos archipiélagos puede llegar a ser fundamental para entender la morfología y la historia evolutiva de las que aún sobreviven.

Picos e islas

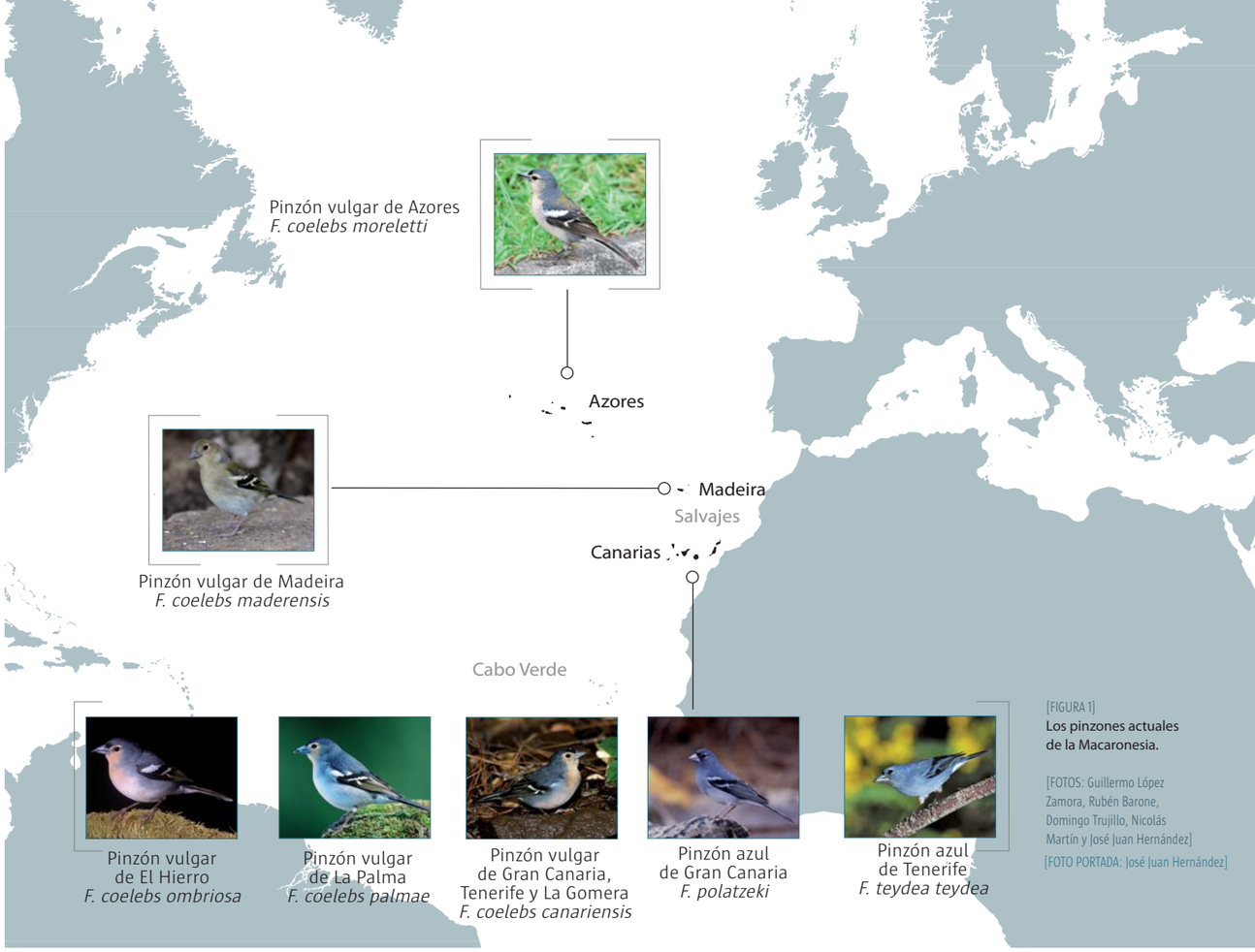
La variación en el tamaño de los picos de las aves insulares ha llamado la atención de los investigadores desde hace siglos. De hecho, Charles Darwin, a su paso por Galápagos en la primera mitad del siglo XIX, recolectó ejemplares de los hoy conocidos como pinzones de Darwin y la variación de sus picos llamó enormemente su atención. Darwin imaginó que estas diferencias eran consecuencia de diferentes hábitos alimenticios, lo que contrastaba con la similar apariencia del resto de su cuerpo. Este fue uno de los grupos de animales que contribuyeron a que escribiese *El origen de las especies*, donde, convencido de que los organismos no eran entes inmutables, trató de explicar los mecanismos que dan lugar a la diferenciación y la aparición de nuevas especies por medio de la selección natural[10].

En la década de los setenta del pasado siglo, el biólogo Peter Grant vio en los pinzones que habitan la Macaronesia (género *Fringilla*) un grupo ideal para el estudio de la variación morfológica de las aves en las islas[11]. Curiosamente, tanto él como su mujer, Rosemary Grant, son mundialmente conocidos por las investigaciones que posteriormente realizaron sobre los pinzones de Darwin y por sus aportaciones al entendimiento de los procesos evolutivos en islas[12]. Los trabajos de Grant pusieron de manifiesto que, de todas las poblaciones de pinzones vulgares *Fringilla coelebs* que habitan en la Macaronesia, los que viven en Azores son los que presentan el pico de mayor talla. El resto de poblaciones (Madeira y Canarias) tiene un pico de menor tamaño[11]. Grant sugirió que esta situación podía ser explicada, al menos en parte, por la existencia de otra especie de mayor talla que habita en Canarias: el pinzón azul *F. teydea*. Entre ambas aves habría tenido lugar —en el pasado— un proceso denominado «desplazamiento de caracteres», es decir, estas dos especies, de morfología parecida, pudieron haber divergido en la talla de sus picos (debido a su coexistencia) para minimizar así su competencia por el alimento[11,13].

> En la década de los setenta del pasado siglo, el biólogo Peter Grant vio en los pinzones que habitan la Macaronesia (género *Fringilla*) un grupo ideal para el estudio de la variación morfológica de las aves en las islas.

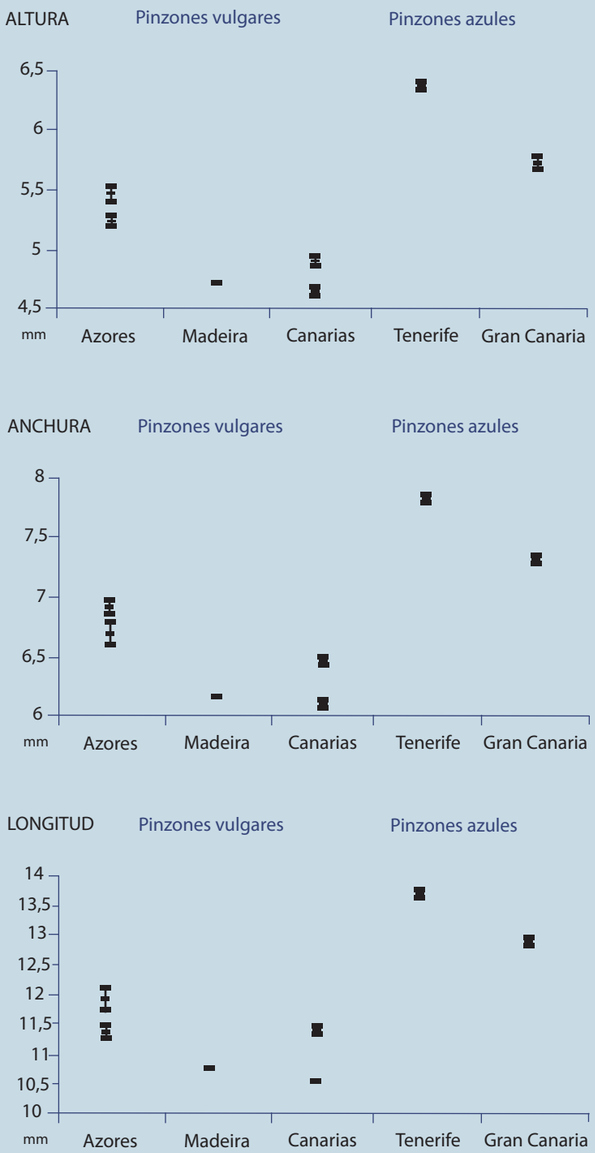
El pinzón azul habita exclusivamente en los bosques de pino canario *Pinus canariensis* de las islas de Tenerife y Gran Canaria, mientras que los pinzones vulgares habitan mayoritariamente en los bosques de laurisilva y en los bosques mixtos de Azores, Madeira y Canarias[14]. El potente pico del pinzón azul está adaptado a una dieta que incluye una elevada proporción de los nutritivos piñones del pino canario, los cuales poseen una cubierta muy dura que hay que romper para acceder a ellos[11]. Los pinzones vulgares se alimentan de una gran variedad de invertebrados y semillas[14].

La ausencia de competidores, es decir, la ausencia de aves con picos similares en Azores, puede explicar el mayor tamaño del pico de los pinzones vulgares de ese archipiélago. El pico de estas aves presenta una talla intermedia entre el pinzón de azul y el pinzón vulgar del resto de la Macaronesia[11]. Por otro lado, las variables estudiadas en los picos de las aves de Azores (longitud, altura y anchura) son las que presentan una mayor variación dentro de la Macaronesia[11,15]. Esto queda reflejado en que tanto la varianza como el error estándar de estas poblaciones muestran los valores más altos de toda la Macaronesia. La varianza y el error estándar miden la dispersión de los datos con respecto a la media aritmética de una variable, es decir, nos dan una idea de lo alejadas que están las medidas con respecto al valor medio de una variable determinada. Por ejemplo, cuando varias especies de morfología parecida coexisten en una misma isla y compiten por los recursos, la presión de la competencia por el alimento hace que las variables de sus picos tengan una varianza menor que aquellas que explotan un ecosistema sin competidores. Esto es precisamente lo que se observa en los pinzones de Azores, ya que explotan los bosques sin apenas competencia. En Madeira y Canarias, la varianza observada en las variables de los picos es, como término medio, 1,5 veces menor[15]. Esto podría explicarse con los argumentos utilizados por Grant[11], es decir, la existencia de una especie similar y, por tanto, competidora: los pinzones azules.



[FIGURA 1]
Los pinzones actuales de la Macaronesia.

[FOTOS: Guillermo López Zamora, Rubén Barone, Domingo Trujillo, Nicolás Martín y José Juan Hernández]
[FOTO PORTADA: José Juan Hernández]



[FIGURA 2]
Valores medios y errores estándar de las alturas, anchuras y longitudes de los picos de las poblaciones actuales de los pinzones de la Macaronesia. Se muestran los valores para los machos en cada población. Para Azores y Canarias se muestran los datos de las poblaciones de pinzón vulgar de mayor y menor talla. En los tres casos se observa una mayor variación (un mayor error estándar) en las aves de Azores. Datos de Grant[11].

Estos trabajos aportaron muchos datos, respondieron a muchas preguntas y abrieron algunos interrogantes, como, por ejemplo, si los pinzones azules solo habitan en Gran Canaria y Tenerife, ¿por qué en las otras islas los pinzones vulgares no tienen un pico mayor?

Para tratar de contestar a esta cuestión tenemos que echar un vistazo a las especies que, en un pasado reciente, coexistieron con las actuales pero que hoy no están.

Los picos que el Dr. Grant no pudo medir

Fue el propio Grant quien, en un trabajo posterior, sugirió la existencia de pinzones azules en el pasado de Madeira, que actualmente estarían extintos[16]. Esto explicaría la talla y la variación observadas en los picos de los pinzones vulgares de esa isla, aunque es difícil imaginar la presencia de pinzones azules en Madeira, ya que es un archipiélago sin pinares autóctonos y, como sabemos, esta especie habita exclusivamente en el bosque de pino canario.

En esta línea, la existencia de huesos de aves granívoras extintas en algunas islas macaronésicas (Madeira y La Gomera)[17,18], así como una especie extinta de verderón de la isla de La Palma, el verderón de Trías *Carduelis triasi*[19], sugería la posible existencia de antiguas interacciones entre estas especies y los pinzones que aún habitan en estas islas. Los indicios más potentes para apoyar la existencia de estas interacciones —hoy día también extintas— surgen de huesos procedentes de la Cueva del Viento (Tenerife), donde se localizaron los restos de varios ejemplares de otra ave granívora: el verderón de pico fino *C. aurelioi*[20].

¿Qué nos dicen sus huesos? Esta especie endémica de Tenerife tenía un tamaño muy similar a un verderón común *C. chloris*, con un peso estimado en unos 22 g, pero con unas proporciones corporales muy diferentes. Tenía unas alas más cortas, con una superficie alar un 16 % más pequeña, lo que implica que su carga alar (el peso que las alas soportan en el vuelo) era de alrededor de un 18 % mayor que la de un verderón común. Estos datos, junto a la reducción (≈ 30 %) en la superficie del esternón (hueso que soporta los músculos principales del vuelo) y a las proporciones de los huesos de sus patas, indican que era un ave que volaba mal, incapaz de realizar grandes vuelos y habituada a vivir muy ligada al suelo, probablemente en el sotobosque de la laurisilva, un bosque denso con una enorme variedad de insectos y semillas de los que se pudo alimentar. Otro hecho que apoya esta hipótesis es que los restos de este animal fueron extraídos de la Cueva del Viento, cuya entrada en el pasado se encontraba próxima a ambientes de este tipo[20]. Es necesario destacar que, si bien la especie más próxima al verderón de pico fino parece ser el verderón común, podemos decir que estos últimos han estado ausentes del archipiélago hasta hace pocas décadas, localizándose mayoritariamente en ambientes modificados por el hombre tales como arboledas de especies introducidas o cultivos[14].

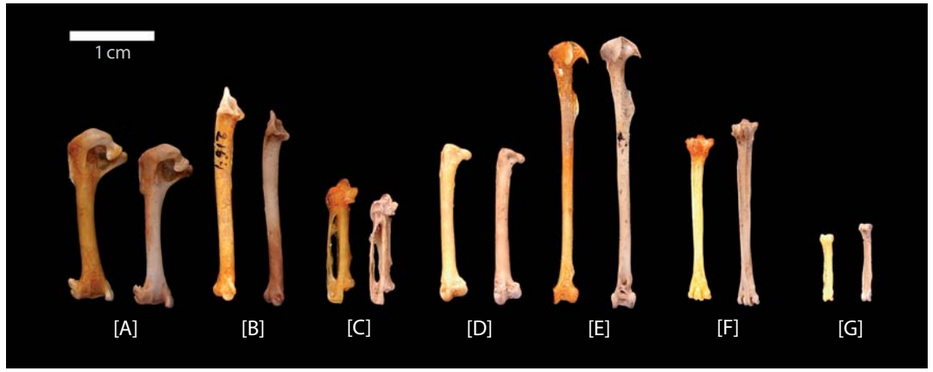
Un rasgo anatómico muy destacable del verderón de pico fino es la forma de su pico. Su nombre común se debe a que, si bien sus caracteres osteológicos craneales lo relacionan directamente con los verderones comunes (pájaros con picos potentes de morfología piramidal que se alimentan esencialmente de semillas), en el caso de esta especie, el pico es algo más fino, pero sobre todo más largo, con un aspecto cónico y de morfología prácticamente idéntica al de los pinzones (género *Fringilla*). Esta morfología sugiere que este animal incluía una mayor proporción de insectos en su dieta[20] que los verderones comunes.

En sus trabajos, Grant no encontró ningún solapamiento entre las medidas de las variables de los picos de pinzones azules y vulgares, ya que los pinzones azules tienen un pico claramente mayor[11]. El verderón de pico fino posee un pico de tamaño intermedio entre un pinzón vulgar y un pinzón azul de Tenerife y presenta cierto solapamiento en la altura del pico con el pinzón azul de esta isla[20]. La altura del pico es un rasgo morfológico directamente relacionado con la fuerza de compresión que las mandíbulas pueden aplicar[21], así como con la talla y dureza de las semillas que las aves pueden consumir[2,22]. Esta distribución de tallas en los picos de aves

El pinzón vulgar *Fringilla coelebs canariensis* habita en las islas centrales del archipiélago canario (La Gomera, Tenerife y Gran Canaria). Viven principalmente en los bosques de laurisilva y mixtos de estas islas y se alimentan de las abundantes semillas e invertebrados que se encuentran en ellos.

[FOTO: Beneharo Rodríguez]

[FIGURA 3]
Reconstrucción del verderón de pico fino *Carduelis aurelioi* (acuarela de A. Bonner). Esta especie está dedicada al profesor Aurelio Martín del Departamento de Zoología de la ULL por sus numerosas e importantes aportaciones al conocimiento y conservación de los vertebrados de Canarias[20].



[FIGURA 4]
Huesos de las alas [A-C] y las patas [D-E] del verderón de pico fino (derecha) y el verderón común (izquierda).
[A] Húmero.
[B] Ulna.
[C] Carpometacarpo.
[D] Fémur.
[E] Tibiotarso.
[F] Tarsometatarso.
[G] Falange 1 del dedo I.

que coexisten en los bosques de una isla, con el verderón de pico fino ocupando una posición intermedia, sugiere de inmediato que entre estas aves ha tenido lugar un desplazamiento de caracteres, ya que este fenómeno favorece la coexistencia de especies con morfologías similares reduciendo la competencia entre ellas[23]. En este escenario, la especie central —el verderón de pico fino— competiría por los recursos con las otras dos, pero probablemente la competencia con el pinzón azul fue mayor debido a la mayor semejanza en la forma y talla de los picos entre estas dos especies.

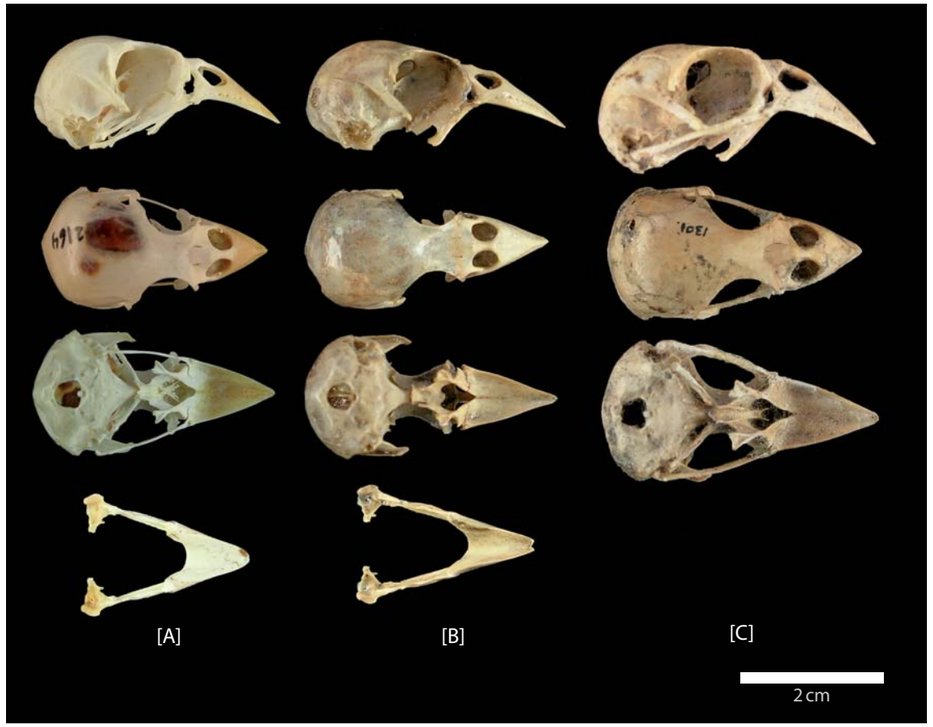
Pero si una de estas tres especies está extinta, ¿cómo podemos estar seguros de que las tres coexistieron? Para contestar a esta nueva cuestión debemos conocer algunos datos de la historia evolutiva de estas aves, como cuándo llegaron a las islas y cuándo se extinguió el verderón de pico fino.

Historia evolutiva de los granívoros forestales de la Macaronesia

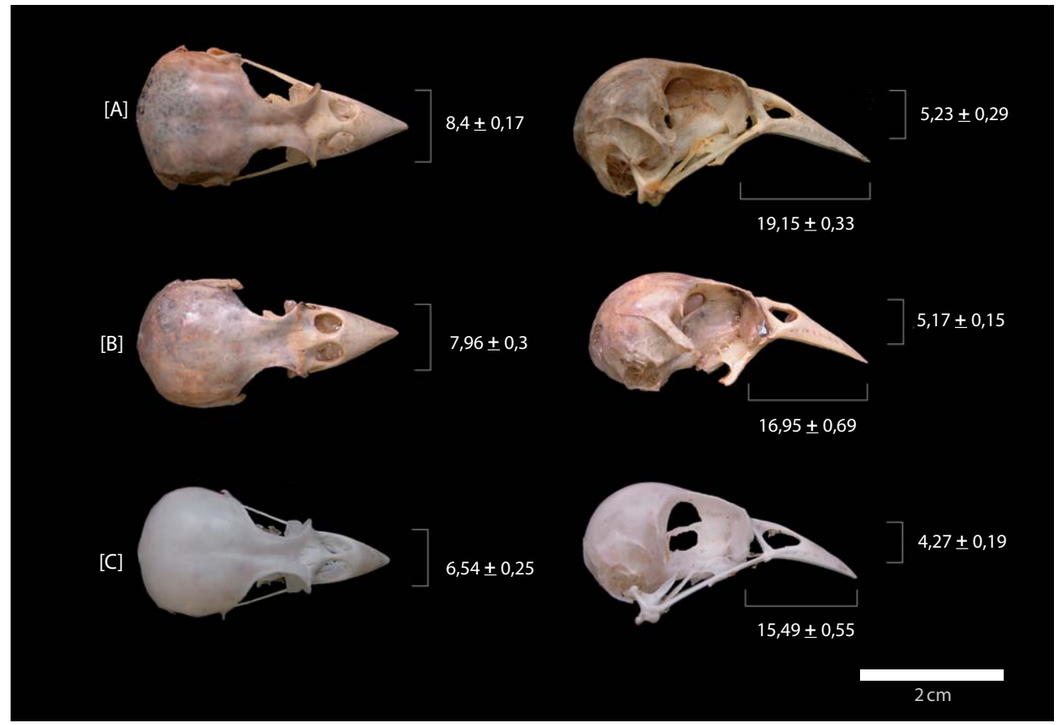
Para saber cuándo llegaron estas aves a Canarias, o, mejor dicho, sus ancestros, podemos echar mano de dos fuentes de información muy diferentes: las rocas y los genes.

Si existiera un registro paleontológico completo donde hubiesen quedado registrados los huesos de todos los vertebrados que han colonizado el archipiélago, podríamos usarlo como un archivo donde consultar sus llegadas, pero desgraciadamente no es así. En los archipiélagos volcánicos, como los macaronésicos, la mayoría de los yacimientos es de edad relativamente joven y los más antiguos son mucho más escasos.

Si descartamos esta opción, solo podemos acudir a los genes. Las secuencias de ADN de las especies pueden usarse para calcular el momento en el cual divergieron a partir de un ancestro común. Esto es así porque las moléculas orgánicas (nucleótidos) que forman los genes pueden cambiar —y cambian— con el tiempo, y ese cambio puede ser identificado, cuantifi-



[FIGURA 5]
Cráneos y mandíbulas del verderón común [A], del verderón de pico fino [B] y del verderón de Trias [C]. La mandíbula de esta última especie nunca se ha encontrado.



[FIGURA 6]
Dimensiones del pico de los granívoros forestales de Tenerife (media ± error estándar).

[A] Pinzón azul.
[B] Verderón de pico fino.
[C] Pinzón vulgar.

cado e interpretado en forma de años. En animales, la información genética que se usa de manera habitual para estimar los tiempos de separación entre especies o los tiempos de llegada a las islas, es la que reside en el ADN de las mitocondrias (orgánulo citoplasmático implicado en el proceso respiratorio de la célula). En aves, además, se ha puesto de manifiesto que la tasa de cambio o mutación es bastante constante en el ADN mitocondrial. De hecho, de manera general funciona muy bien lo que se conoce como la regla del 2 % por millón de años (Ma); es decir, que una diferencia del 2 % entre dos especies en los nucleótidos presentes en un determinado gen mitocondrial equivaldría a una separación de un millón de años entre esas dos especies. Dicho de otra manera, un 2 % de diferencia entre dos especies significaría que ambas compartieron un antecesor común hace un millón de años y una diferencia del 1% reduciría el tiempo de separación hasta los 500 000 años. También es necesario destacar que se pueden realizar análisis más elaborados y precisos añadiendo, por ejemplo, otros parámetros como el modelo evolutivo (esto es, la manera en que cambian esos nucleótidos) o un rango de variación en la tasa de mutación.

> Si existiera un registro paleontológico completo donde hubiesen quedado registrados los huesos de todos los vertebrados que han colonizado el archipiélago, podríamos usarlo como un archivo donde consultar sus llegadas.

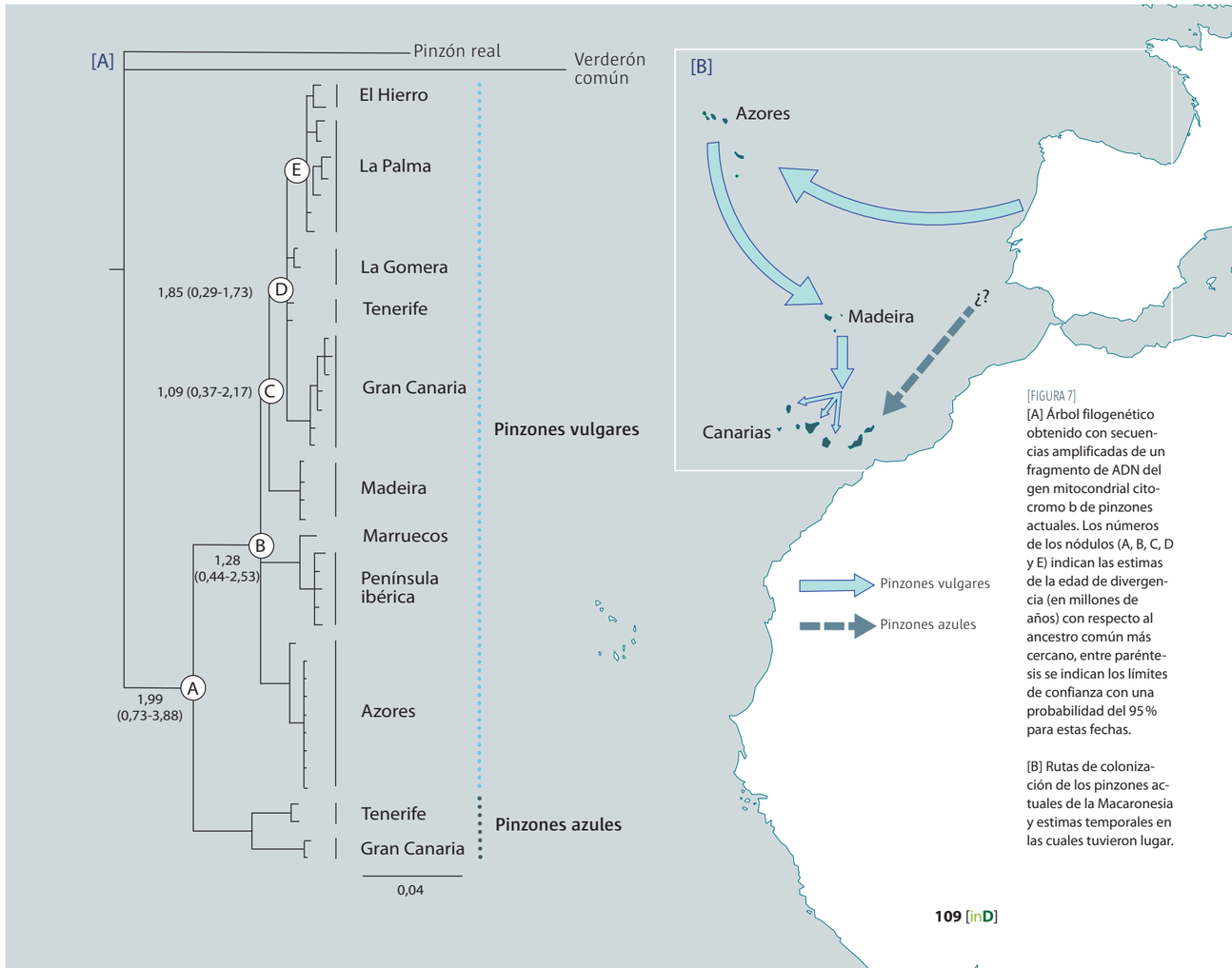
Con esta aproximación hemos podido saber que los ancestros del pinzón azul llegaron a Canarias hace aproximadamente 2 Ma, aunque no pudimos concluir si estos protopinzones azules llegaron desde la península ibérica o desde el norte de África[20]. Sin embargo, sí podemos ser más precisos con los pinzones vulgares. Combinando los datos de investigaciones anteriores con los nuestros[20,24,25] hemos podido estimar que los ancestros de los pinzones vulgares macaronésicos colonizaron en primer lugar las islas de Azores hace 1,3 Ma desde, probablemente, la península ibérica. Desde allí, colonizaron Madeira y llegaron finalmente a Canarias, donde sufrieron un proceso de diferenciación hace aproximadamente 850 000 años. Estas fechas, además, nos ayudan a entender la distribución del pinzón azul, ya que su llegada al archipiélago canario es anterior a la edad de las islas de La Palma y El Hierro; es decir, cuando los ancestros de este ave llegaron a Canarias, estas dos islas no habían emergido todavía, por lo que, claro está, no pudieron ser colonizadas. Así, gracias al uso de marcadores moleculares, hemos podido comprender las razones de la ausencia del pinzón azul en estas dos islas, a pesar de albergar importantes bosques de pino canario[20].

Desafortunadamente, hasta el momento los intentos para extraer ADN de los huesos del verderón de pico fino han sido infructuosos. Sin embargo, podemos estar seguros de que lleva un tiempo considerable en el archipiélago, ya que se trata de una especie endémica bien diferenciada morfológicamente de sus parientes continentales, al contrario de lo que ocurre con los pinzones vulgares, que son mucho más parecidos a sus parientes continentales y, de hecho, no se consideran especies diferentes, aunque este sería otro apasionante debate.

Por otro lado, podemos aproximarnos a la fecha de extinción del verderón de pico fino. Para ello hemos datado directamente los huesos de uno de sus ejemplares mediante la téc-

Los pinzones vulgares macaronésicos habitan mayoritariamente la laurisilva y los bosques mixtos de Azores, Madeira y Canarias.

[FOTO: José Juan Hernández]



[FIGURA 7]
[A] Árbol filogenético obtenido con secuencias amplificadas de un fragmento de ADN del gen mitocondrial citocromo b de pinzones actuales. Los números de los nódulos (A, B, C, D y E) indican las estimas de la edad de divergencia (en millones de años) con respecto al ancestro común más cercano, entre paréntesis se indican los límites de confianza con una probabilidad del 95 % para estas fechas.

[B] Rutas de colonización de los pinzones actuales de la Macaronesia y estimas temporales en las cuales tuvieron lugar.

Los pinzones azules habitan únicamente los bosques de pino canario.

[FOTO y ÚLTIMA FOTO: José Juan Hernández]

nica ^{14}C AMS (espectrometría de aceleración de masas). Recomendamos a los lectores consultar el número 21 de *El Indiferente*, donde se ofrecen detalles de esta técnica así como sobre la interpretación de sus resultados[26]. La fecha máxima ofrecida por los huesos de un verderón de pico fino es de 13 427 años BP (antes del presente, 1950). A esta fecha se la denomina «último registro», ya que representa la fecha más reciente para una especie extinta. Por ello, podemos estar seguros de que la extinción del verderón de pico fino se produjo después de esa fecha[20].

La combinación de los datos temporales obtenidos a partir de la divergencia de secuencias de ADN y la datación de ^{14}C nos permite afirmar que estas tres especies de granívoros forestales coexistieron en Tenerife, probablemente desde hace unos 850 000 años hasta, por lo menos, 13 427 años BP. Esta larga coexistencia sugiere que la hipótesis más plausible que explica la forma y tamaño de los picos de estas tres especies es el desplazamiento de caracteres[20].

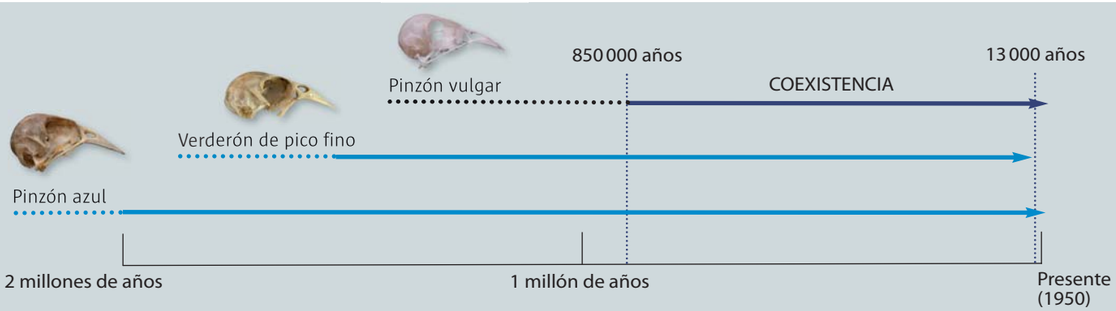
Indicios sobre otras antiguas interacciones en la Macaronesia

La variación morfológica del pico de las especies —y poblaciones— de pinzones de Macaronesia[11], así como la variación en las especies extintas de verderones, parece indicar que estas interacciones han tenido lugar también en otras islas y no solo en Tenerife[17-20].

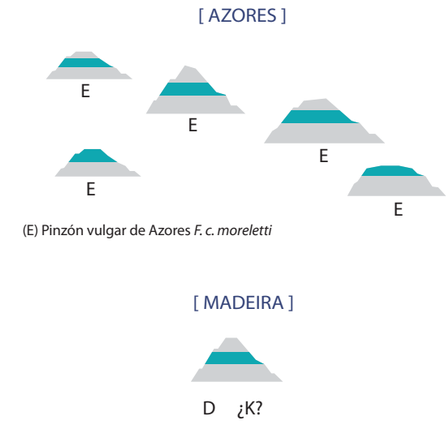
El registro fósil apunta en esa dirección. En cuatro de las seis islas (Madeira, El Hierro, La Palma, La Gomera, Tenerife y Gran Canaria) donde los pinzones vulgares presentan una talla similar de pico, se han hallado verderones en el registro fósil[17-20]; las únicas excepciones son El Hierro y Gran Canaria. Sin embargo, esto podría explicarse por la escasez de estudios paleontológicos en ambas islas, de manera que no habría que descartar la posibilidad de que pudieran aparecer restos de verderones en el futuro.

Otro dato muy llamativo es la variación de los picos de las especies extintas. El verderón de Trías[19], la especie extinta de La Palma, posee un pico incluso más robusto que el pinzón azul; el verderón de pico fino de Tenerife, por el contrario, posee un pico más estilizado y cónico[20]; en La Gomera solo se conoce un hueso premaxilar (pico) de este género[18], cuya morfología es muy parecida a la del verderón de pico fino[20]; y de Madeira no se conocen detalles anatómicos sobre estas aves extintas[17]. Esta variación podría deberse, por un lado, al número de especies granívoras que coexisten en una isla y, por otro, a la disponibilidad de tipos de semillas, lo que está directamente relacionado con el tipo de bosque presente en cada isla. En este sentido, la situación más completa se da en Tenerife, donde coexistieron tres especies de granívoros en dos tipos de bosques (pinar canario y laurisilva) y donde, como hemos visto, la especie extinta muestra una morfología intermedia entre el pinzón azul y el vulgar[20]. En La Palma, si bien existen estos dos tipos de bosque, solo dos especies parecen haber coexistido. En esta situación el verderón de Trías desarrolló un pico muy potente[19], probablemente debido a la ausencia de pinzones azules, un competidor directo en el consumo de semillas duras. Por el contrario, en La Gomera, donde dos especies coexistieron en el bosque de laurisilva, la especie extinta de verderón posee un pico de tamaño medio, similar a la especie extinta de Tenerife[18,20]. En Gran Canaria, donde existen los dos tipos de bosque y coexisten dos especies (pinzón azul y vulgar), la situación parece ser diferente. La talla del pico de los pinzones vulgares de esta isla es similar a la del resto de poblaciones de Canarias y Madeira[11]; sin embargo, el pinzón azul de esta isla *F. polatzeki* muestra un pico más pequeño que el pinzón azul de Tenerife *F. t. teydea*[20]. Por otro lado, la altura y la anchura del pico del pinzón azul de Gran Canaria son similares a las del verderón de pico fino de Tenerife. Este resultado podría deberse a la ausencia de una especie de verderón competidor en la isla[20]. Esta hipótesis se ve apoyada por el hecho de que, si comparamos las varianzas de las alturas y anchuras de los picos de los pinzones en estas dos islas, las de los de Gran Canaria muestran valores mayores[11], lo que sugiere una menor presión por competencia debido a la coexistencia de menos especies.

En este sentido, ya comentamos al comienzo que el gran pico de los pinzones vul-



[FIGURA 8]
Eje cronológico realizado con las estimas de llegada de los pinzones a Canarias y el último registro del verderón de pico fino. Se destaca el periodo mínimo de coexistencia de las tres especies en Tenerife.



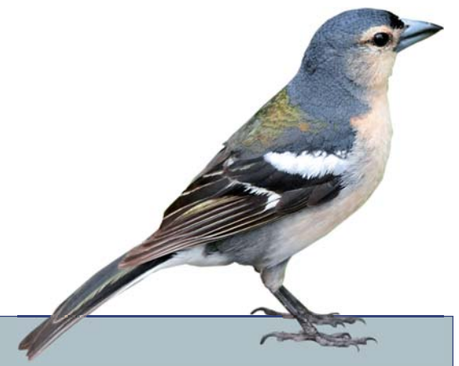
[FIGURA 9]
Representación esquemática de la Macaronesia y cráneos de los granívoros forestales, tanto actuales como extintos (†), conocidos hasta ahora. En Canarias se representa, además, la distribución del bosque de laurisilva y el pinar canario.

gares de Azores, así como la alta variación detectada en esas poblaciones, podía explicarse por la ausencia de competición con especies similares, es decir, por la ausencia de desplazamiento de caracteres[20]. En ausencia de competición, este gran pico le permite procesar, además del mismo tipo de semillas que consumen sus parientes de los otros archipiélagos, otras más grandes y duras, con lo que amplía su espectro trófico[22]. Pero esto no es más que una hipótesis que solo podrá ser comprobada cuando se haya explorado paleontológicamente el archipiélago de las Azores.

En resumen, el verderón de pico fino y el verderón de Trías aparecen como piezas clave en un puzle de bosques, picos e islas para entender la historia evolutiva (incluyendo la evolución morfológica) de las especies actuales de granívoros de Macaronesia. Por otro lado, la ausencia de especies granívoras en el registro fósil de algunas islas como Azores y Gran Canaria puede explicar la morfología de los granívoros forestales actuales de esas islas.

Las interacciones actuales

Es lógico pensar que, si algunas de las aves que participaron en estas antiguas interacciones están hoy día extintas, la morfología de las especies que aún sobreviven podría haber variado la morfología de sus picos tras las extinciones, ya que esta variación morfológica puede ser muy rápida[27]. Esta cuestión es bastante difícil de resolver si no disponemos de restos fósiles de pinzones vulgares y azules que nos permitan comparar su morfología antes y después de la extinción de sus competidores, los verderones. A falta de estos fósiles, si suponemos que esta variación de pico podría tener lugar, esperaríamos que los pinzones vulgares de Madeira y los de Canarias —al menos en aquellas islas sin pinzones azules— tuvieran una morfología de pico similar a los de Azores y que, además, los pinzones azules de Gran Canaria y Tenerife tuvieran una talla similar de pico, pero hemos visto que esto no ocurre. La explicación puede encontrarse en una cuestión clave que comentamos al principio del artículo, en las alteraciones que sufren los ecosistemas y que no solo causan la extinción de multitud de especies insulares, sino que además cambian el funcionamiento de los ecosistemas y las relaciones entre las especies que los integran. Una de las alteraciones más drásticas tras la colonización humana de los archipiélagos es la introducción de especies exóticas invasoras. Algunas de estas especies, como los roedores (ratones y ratas), pueden competir de forma importante con los pinzones por semillas[28], lo que podría explicar el patrón morfológico observado. [ ]



[Moraleja]

Estas interacciones de las que hemos hablado —entre especies actuales y extintas y cuyo eco aún reverbera en la morfología de las actuales— suponen un replanteamiento de la historia evolutiva y biogeografía de los pájaros granívoros forestales de Macaronesia, donde las especies extintas, y olvidadas hasta ahora, constituyen piezas clave para comprender la morfología y la variación de las actuales. Quién sabe, quizá en otros archipiélagos futuros estudios de especies competidoras extintas puedan contribuir a entender, como en la Macaronesia, la morfología y la historia evolutiva de las que aún sobreviven en las castigadas y amenazadas faunas insulares de todo el mundo.

[FOTO: Guillermo López]

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de los contenidos de este artículo se basa en la publicación[20] parcialmente financiada por la Dirección General de Investigación Científica y Técnica (proyecto CGL2007-62047/BTE). Juan Carlos Illera disfruta de un contrato posdoctoral Ramón y Cajal en la Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UO-CSIC-PA). Los autores agradecen las aportaciones de Nicolás Martín y David Pérez al manuscrito original, así como a Domingo Trujillo, Rubén Barone, José Juan Hernández, Guilermo López Zamora y Nicolás Martín sus fotos.

BIBLIOGRAFÍA

1 Losos, JB: *Lizards in an Evolutionary Tree. Ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press, 2011.
2 Grant, PR y BR Grant: *How and why species multiply: The radiation of Darwin's finches.* Princeton University Press, 2011.
3 Pratt, HD: *Hawaiian honeycreepers*. Oxford University Press, 2005.
4 Hume, JP y M Walters: *Extinct birds*. Bloomsbury Academic, 2012.
5 Turvey, ST (ed.): *Holocene extinctions*. Oxford University Press, 2009.
6 Steadman, DW: *Extinction and biogeography of tropical pacific Birds*. University of Chicago Press, 2006.
7 Burney, DA y TF Flannery: «Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact». *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, vol. 20, n.º 7, pp. 395-401.
8 Worthy, TH y RH Holdaway: *Prehistoric life of New Zealand. The lost world of the Moa*. Indiana University Press, 2002.
9 Illera, JC; JC Rando; DS Richardson y BC Emerson: «Age, origin and extinctions of the avifauna of Macaronesia: a synthesis of phylogenetic and fossil information». *Quaternary Science Reviews*, 2012, vol. 50, pp. 14-22.
10 Darwin, C: *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Alianza Editorial, 2009.
11 Grant, P: «Evolution of the chaffinch, *Fringilla coelebs*, on the Atlantic Islands». *Biological Journal of the Linnean Society*, 1979, vol. 11, n.º 4, pp. 301-332.
12 Weiner, J: *El pico del pinzón: una historia de la evolución en nuestros días*. Galaxia Gutenberg, 2002.
13 Brown, JH y EO Wilson: «Character displacement». *Systematic Zoology*, 1956, vol. 5, n.º 2, pp. 49-64.
14 Martín, A y JA Lorenzo: *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus Editor, 2001.
15 Dennison, MD y AJ Baker: «Morphometric variability in continental and Atlantic Islands populations of chaffinches (*Fringilla coelebs*)». *Evolution*, 1991, vol. 45, n.º 1, pp. 29-39.
16 Grant, P y A Arbor: «Colonization of Atlantic Islands by chaffinches (*Fringilla spp.*)». *Bonner Zoologische Beiträge*, 1980, vol. 31, n.° 3-4, pp. 311-318.
17 Pieper, H: «The fossil land birds of Madeira and Porto Santo». *Bocagiana*, 1985, n.º 88, pp. 1-6.
18 Jaume, D; M Mcminn y JA Alcover: «Fossil bird from the Bujero del Silo, La Gomera (Canary Islands), with a description of a new species of Quail (Galliformes: *Phasianidae*)». *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 1993, vol. 2, pp. 147-165.
19 Alcover, JA y F Florit: «Una nueva especie de Carduelis (*Fringillidae*) de La Palma». *Vieraea*, 1987, n.º 17, pp. 75-86.
20 Rando, JC; JA Alcover y JC Illera: «Disentangling ancient interactions: A new extinct passerine provides insights on character displacement among extinct and extant island finches». *PLoS ONE*, 2010, vol. 5, n.º 9, e12956.
21 Bock, WJ: «An approach to the functional analysis of bill shape». *The Auk*, 1966, vol. 83, n.º 1, pp. 10-51.
22 Díaz, M: «Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity». *Oecologia*, 1994, vol. 99, n.º 1, pp. 1-6.
23 Schluter, D: *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, 2000.
24 Marshall, HD y AJ Baker: «Colonization history of Atlantic island common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA». *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 1999, vol. 11, n.º 2, pp. 201-212.
25 Suárez, NM; E Betancor; TE Klassert y otros: «Phylogeography and genetic structure of the Canarian common chaffinch (*Fringilla coelebs*) inferred with mtDNA and microsatellite loci». *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 2009, vol. 53, n.º 2, pp. 556-564.
26 Rando, JC; JA Alcover; JF Navarro y otros: «Poniendo fechas a una catástrofe: ^{14}C, cronologías y causas de la extinción de vertebrados en Canarias». *El Indiferente*, 2011, n.º 21, pp. 6-15.
27 Grant, PR y BR Grant: «Evolution of character displacement in Darwin's Finches». *Science*, 2006, vol. 313, n.º 5784, pp. 224-226.
28 Schluter, D: «Character displacement and the adaptive divergence of finches on islands and continents». *The American Naturalist*, 1988, vol. 131, n.º 6, pp. 799-824.

LOS AUTORES

Tanto **Josep Antoni** Alcover (jaalcover@imedea.uib-csic.es) como **Juan Carlos Rando** (canariomys@yahoo.es) estudian esencialmente faunas insulares extintas. Actualmente trabajan en el registro paleontológico de vertebrados de Macaronesia tratando de entender la diversidad original de estos archipiélagos, las causas y cronologías de sus extinciones, así como los patrones que rigen la actual pérdida de diversidad biológica en las islas. **Juan Carlos Illera** (illerajuan@uniovi.es) está interesado en comprender los mecanismos que actúan en la diferenciación de las poblaciones de aves (actuales y extintas) en los archipiélagos atlánticos de la región macaronésica.

CITA RECOMENDADA

Rando, JC; JA Alcover y JC Illera: «Los pájaros olvidados. Los granívoros extintos de Macaronesia». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 100-113.

La última especie

Si acaso fuese el último ejemplar, debería mimarlo, darle calor; debería sostenerlo, incluso alimentarlo. Si acaso fuese el último ejemplar y no hubiera ningún Arca, tendría que dividir mi energía para procurarle un futuro —dijo el arbusto.

Roberto Duque Cranny