



LA EXTRAORDINARIA FLORA DE LAS ISLAS DE CALIFORNIA

C. Matt Guilliams¹, Benjamin Carter², Martha Lizeth Ceceña-Sánchez³, José Delgadillo⁴, Barbara Holzman⁵, Steve Junak¹, Denise Knapp¹, Luciana Luna-Mendoza⁶, y Sula Vanderplank⁷

Por mucho tiempo las islas han sido aclamadas como extraordinarios laboratorios naturales. Al estudiar la biota de las islas, Charles Darwin y Alfred Russel Wallace independientemente idearon la teoría de la selección natural como el mecanismo de la evolución. No es coincidencia que cada uno de estos biólogos pioneros logró innovadores avances al estudiar las islas, ya que varias de sus características las hacen apropiadas para demostrar la obra evolutiva de la naturaleza. Quizá la característica más importante sea que las islas son pequeñas masas de tierra con claras barreras naturales. Podrían estar cerca del continente, como es el caso de nuestras islas de California, o realmente lejanas, como el archipiélago hawaiano. Estas características, particularmente el tamaño y la distancia del continente, fueron exploradas en el trabajo de MacArthur y Wilson (1967), quienes articularon relaciones matemáticas entre el tamaño de una isla, la distancia del continente y el número de especies que se esperaba encontrar. Ellos manifestaron que islas pequeñas, lejanas al continente sostienen, en promedio, menos especies que islas grandes y cercanas. Como masas de tierra discretas con relativamente pocas especies, las islas pueden ser menos complejas

Arriba: Paisaje de pino de Torrey (*Pinus torreyana*) en Isla Santa Rosa con la Isla Santa Cruz en la distancia. Fotografía de Rick Halsey.

ecológicamente que sistemas continentales en latitudes similares. A la larga, estas relaciones pueden hacer más fácil para los científicos el desentrañar la “historia” de cómo se forman las comunidades insulares a través del tiempo y cómo evolucionaron sus especies

Para las islas que nunca estuvieron conectadas al continente, la historia de su flora comienza con el viaje de una semilla, espora, o estructura capaz de generar una nueva planta. ¿Cuál es el destino de un colonizador potencial al hacer este viaje a través del océano? Seguramente, la mayoría de los propágulos no logran establecer nuevas poblaciones y, de los que logran sobrevivir, la mayoría establecerá poblaciones que continúan pareciéndose a sus parientes más cercanos en el continente. En el caso de nuestra flora de las islas de California cercanas a la costa, la mayoría de las especies difieren en pequeños rasgos o son morfológicamente iguales a sus conspecíficas en continente. Sin embargo, muchos sistemas insulares sostienen especies que son excepcionalmente diferentes a sus parientes continen-

1. Santa Barbara Botanic Garden

2. San José State University

3. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

4. Universidad Autónoma de Baja California

5. San Francisco State University

6. Grupo de Ecología y Conservación de Islas

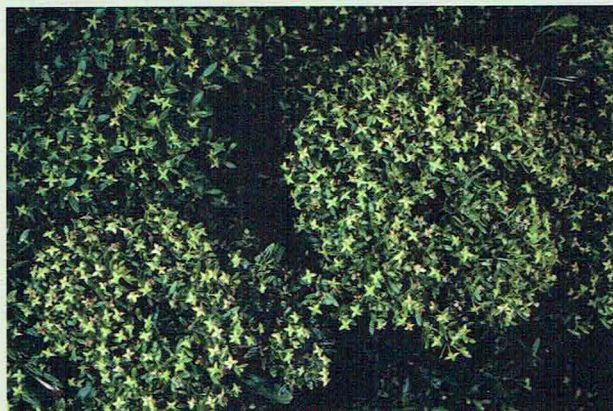
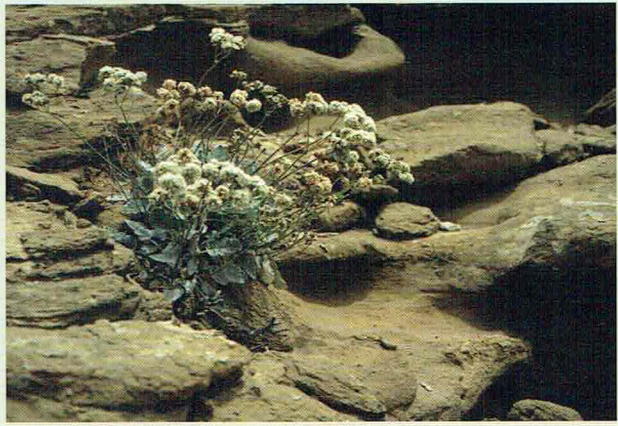
7. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

PALEO-ENDEMISMO



Izquierda: Fósil de la era del Mioceno de una hoja de *Lyonothamnus parvifolius* (Axelrod) Wolfe de Stewart Valley, NV (UCMP 38654). Fotografía de Diane Erwin. Derecha: Inflorescencia del género paleo-endémico *Lyonothamnus*, palo fierro de Catalina (*Lyonothamnus floribundus* subsp. *aspleniifolius* mostrada aquí). Fotografía de Steve Junak.

NEO-ENDEMISMO



Arriba de izquierda a derecha: ejemplos de neo-endemismo en las islas de California incluye a *Cistanthe guadalupensis*, endémica de Isla Guadalupe (Fotografía de Jon Rebman). *Eriogonum grande* subsp. *timorum* es endémica de Isla San Nicolás. Debajo de izquierda a derecha: *Malacothris junakii* es endémica de la isla Anacapa Medio. *Galium catalinense* subsp. *acrispum* es endémica de la isla San Clemente. Las 3 fotografías de Steve Junak.

tales, y las islas son valoradas en parte por estas plantas especiales y la historia evolutiva que nos cuentan.

MODELOS EVOLUTIVOS: ENDEMIISMO Y DIVERSIFICACIÓN

El estudio de la flora insular ha revelado intrigantes modelos evolutivos. Tal vez el más notable en muchos sistemas insulares es el endemismo. Se dice que un organismo es endémico cuando ocurre sólo en una región, por ejemplo una isla o un archipiélago, y en ningún otro lugar. Los biólogos evolutivos han encontrado útil el diferenciar entre dos tipos de endemismos que resultan de diferentes escenarios históricos. Las especies paleo-endémicas tienen una distribución muy reducida actualmente, pero tuvieron una distribución amplia cuando las condiciones históricas lo permitieron. Con un clima templado amortiguado por la influencia del océano, las islas proveen las condiciones ideales para los linajes de plantas paleo-endémicas. Un claro ejemplo para las islas de California es el palo fierro de Catalina (*Lyonothamnus floribundus*). Los registros fósiles muestran que el género *Lyonothamnus* estuvo distribuido por todo el suroeste de los Estados Unidos en el Mioceno temprano (hace aprox. 16.1 millones de años). Tras grandes cambios en el clima desde el Mioceno, el palo fierro ahora está restringido a algunas porciones de las Islas del Canal donde las adecuadas condiciones climáticas persisten. No es sorprendente, que los taxones paleo-endémicos tiendan a ser linajes relativamente viejos; en el notable caso del palo fierro, un estudio reciente sugiere que el linaje que dio origen a *Lyonothamnus* divergió del antepasado común con otras Rosaceae existentes en el Cretácico, hace alrededor de 83 y 92 millones de años (Chin et al. 2014).

Las islas también promueven la evolución de especies neo-endémicas, definidas como aquellas que ocupan una región relativamente pequeña y que nunca tuvieron distribución amplia. Las fronteras físicas alrededor de las islas pueden ser barreras formidables para el intercambio de material genético. Al paso del tiempo, las poblaciones insulares pueden divergir de aquellas en continente, ya sea a través de selección natural en nuevos ambientes insulares o a través de la lenta acumulación de nuevas mutaciones genéticas. En contraste con las paleo-endémicas, las neo-endémicas divergieron recientemente de sus ancestros comunes con otras especies, y por tanto son “jóvenes” en un sentido geológico. Como se discute con mayor detalle en las siguientes secciones, las islas de California son hogar de muchas especies neo-endémicas.



Las deinandras neo-endémicas de Isla Guadalupe (*Deinandra frutescens*, *D. greeneana* subsp. *greeneana*, y *D. palmeri*) surgieron en el Plioceno tardío, muy después del origen de la Isla Guadalupe y la diversificación de los linajes californianos de continente de *Deinandra* (Baldwin 2007). Arriba: *Deinandra frutescens* fotografía de Reid Moran. Medio: *Deinandra palmeri* fotografía de Jon Rebman. Abajo: *Deinandra palmeri* fotografía de Steve Junak.

La colonización de una isla o sistema insular puede resultar en una explosión de diversificación reflejándose en la formación de un grupo de taxones neo-endémicos cercanamente relacionados. Al aumento en la tasa de diversificación que produce un número de especies en un corto periodo de tiempo se le llama radiación. Cuando estas especies se diversificaron en ambientes ecológicos nuevos, esta explosión se conoce como radiación adaptativa, uno de los fenómenos naturales más celebrados. Las arbustivas deinandras (*Deinandra*; Asteraceae) proveen el ejemplo más minu-

ciosamente estudiado de radiación adaptativa de las islas de California, ya que presentan tanto diversificación reciente (dentro de los últimos 1.9 ± 0.6 millones de años) como diferenciación ecológica en la isla Guadalupe (Baldwin 2007).

Las islas de California también son hogar de un número de radiaciones de especies que podrían o no incluir adaptaciones a ambientes ecológicos nuevos. Nuestro taxón de *Malva* (Malvaceae) nativo del oeste de Norteamérica brinda un excelente ejemplo de diversificación a través de las islas de California, con 5-6 taxones reconocidos diseminados de las Islas del Canal norteñas hasta Isla Asunción frente a la costa de Baja California Sur, México. Estas plantas difieren en varias características, incluyendo estatura, forma de la hoja y pubescencia, color del pétalo, tamaño y margen. Los biólogos evolutivos también han presentado fuerte evidencia de radiación de dos grupos de lotus – *Acmispon argophyllus* (Fabaceae; 3 taxones insulares) y *A. dendroideus* (una colonización y diversificación separada que comprende 3 taxones insulares) – así como dos grupos de alforfón – el grupo de *Eriogonum grande* (Polygonaceae; 4 taxones insulares) y el grupo de *E. giganteum* – *E. arborescens* (una colonización y diversificación separada comprendiendo 4 taxones). Más estudios filogenéticos podrán revelar diversificación insular en las siemprevivas (*Dudleya*, Crassulaceae; 14 taxones endémicas-insulares), los dientes de león desérticos insulares (*Malacothrix*, Asteraceae; 9 taxones endémicas-insulares), y el galio (*Galium*, Rubiaceae; 8 taxones endémicas-insulares).

RASGOS FÍSICOS DE LAS PLANTAS INSULARES

Las características físicas de las plantas insulares son comúnmente diferentes de sus parientes más cercanos en continente. Un patrón recurrente es la lignificación secundaria o insular, la cual fue documentada por primera vez por Darwin (1859) y más estudiada por Carlquist (1965). Se ha demostrado que las plantas insulares que presentan lignificación secundaria evolucionaron de un ancestro herbáceo. Se cree que la lignificación secundaria es favorecida en ambientes insulares por varias razones, incluyendo el clima templado y estable y la ausencia de herbívoros grandes. Ejemplos de lignificación secundaria pueden ser vistos en la margarita de Guadalupe (*Perityle incana*, Asteraceae) y en las deinandras arbustivas mencionadas anteriormente. El crecimiento prolongado y la lignificación pueden conducir hacia el gigantismo insular,

un fenómeno exhibido por el espectacular alforfón la isla Santa Catalina (*Eriogonum giganteum* var. *giganteum*, Polygonaceae), el cual puede crecer hasta 3.65 metros (12 pies).

En la ausencia de presión por ramoneo de grandes herbívoros, las plantas insulares pueden perder rasgos defensivos que cuestan energía, como espinas, hojas rugosas y químicos disuasivos. Tras un estudio comparativo de pares de especies insulares-continentales, Bowen y Van Vuren (1997) encontraron una pérdida de rasgos defensivos de las hojas del cerezo la isla Catalina (*Prunus ilicifolia* subsp. *lyonii*, Rosaceae) y la amapola de árbol de las Islas del Canal (*Dendromecon rigida* subsp. *harfordii*, Papaveraceae). Se está llevando a cabo un estudio en la Universidad de California Davis, que demuestra que las plantas del género *Stachys* (Lamiaceae) en las islas norteñas del Canal, han perdido muchas de sus defensas químicas en comparación con plantas de la misma especie que crecen en el continente (Freedman, comunicación personal).

LAS ISLAS DE CALIFORNIA: FLORAS REGIONALES

Las islas de California son reconocidas mundialmente como centros de endemismo y sitios que exhiben muchos de los patrones morfológicos observados en plantas insulares. En las secciones a continuación se realiza la flora de tres grupos mayores de islas de California.

Las Islas Farallón

Las islas Farallón son un pequeño grupo de islas peñascosas ubicadas aproximadamente a 48 km (30 millas) al oeste de San Francisco. El archipiélago incluye cuatro islas que son parte del 0.85 km² (0.33 mi²) Refugio Nacional de Vida Silvestre Farallón, administrado en conjunto entre el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos y Point Blue Conservation Science. Las islas son conspicuamente rocosas e irregulares, su material parental es granito y diorita de cuarzo, con sólo una pequeña capa de suelo en sus terrazas marinas bajas. Debido al ambiente agreste, la flora de las islas Farallón incluye sólo 46 taxones de plantas, de las cuales sólo 12 son nativas de California. De los 34 taxones no-nativos, 12 están listadas como invasoras por el Consejo de Plantas Invasoras de California. La planta nativa más común es las anuales campos de oro (*Lasthenia maritima*, Asteraceae), especialista en guano que se puede encontrar en rocas a poca distancia de la costa e islas donde anidan aves marinas, desde el centro de California hasta Isla Vancouver, Columbia



Izquierda: Campos de oro (*Lasthenia maritima*) y gaviotas en la isla Farallón Sureste. Fotografía de Quentin Clark. Derecha: Detalle de *Lasthenia maritima*. Fotografía de Barbara Holzman.

Británica. Otras especies nativas prominentes son la lechuga del minero (*Claytonia perfoliata* subsp. *perfoliata*, Montiaceae) y la herbácea perene robusta espergularia (*Spergularia macrotheca* var. *macrotheca*, Caryophyllaceae). Juntas, campos de oro y espergularias constituyen un conjunto de vegetación distintivo en las terrazas marinas del noroeste de la isla Farallón Sureste, con densas alfombras de espergularias de bajo crecimiento intercaladas con campos de oro y especies no-nativas. El pico de crecimiento vegetativo y florecimiento coincide con el principio de la temporada de anidación de las aves marinas de marzo a abril, temporada durante la que los campos de oro son colectadas por cormoranes y gaviotas para construir sus nidos en el piso. Más tarde en el verano, los campos de oro secos son usados como escondite por polluelos de gaviotas.

El disturbio antropogénico es un gran problema en las Farallones, con la isla Farallón Sureste siendo utilizada por los humanos desde 1579 (White 1995). Los impactos incluyen la cacería de focas, colecta de huevos, cultivo de plantas y la construcción de edificaciones. Los humanos también han introducido especies invasoras como gatos domésticos (*Felis catus*), conejos europeos (*Oryctolagus cuniculus*) y ratones caseros (*Mus musculus*). Esfuerzos de erradicación recientes eliminaron a los gatos y los conejos (USFWS 2009). Hoy en día, el número de especies introducidas supera a las nativas 3:1, siendo la más prominente la espinaca de Nueva Zelanda (*Tetragonia tetragonoides*, Aizoaceae), la cual forma extensas alfombras, reduciendo la riqueza de especies e impactando en las madrigueras de las aves marinas y sus esfuerzos de anidación. Actualmente se llevan a cabo esfuerzos mayores para eliminar la *Tetragonia* y restaurar el hábitat nativo.

Las islas del Canal de California

Las ocho Islas del Canal están ubicadas frente a la costa del sur de California, entre Santa Bárbara y Los Ángeles. Las islas son subdivididas en dos grupos: las islas del Canal norteñas y cercanas a la costa como San Miguel, Santa Rosa, Santa Cruz y Anacapa; y las más ampliamente espaciadas Islas del Canal sureñas son Santa Barbara, San Nicolás, San Clemente y Santa Catalina. Las islas del archipiélago tienen un rango de tamaños desde Isla Santa Cruz con 250 km² (96.5 mi²) hasta Isla Santa Bárbara con 2.6 km² (1.0 mi²) y distancia del continente con un rango de 19 km (12 mi) a 99 km (62 mi). A pesar de que ninguna ha estado conectada al continente, hay evidencia que sugiere que las islas norteñas estuvieron conectadas entre ellas durante el Holoceno temprano (hace aprox. 9,000 millones de años) cuando el nivel del mar era más bajo globalmente.

La flora de las Islas del Canal está bien estudiada debido a una larga historia de colectas botánicas (ver Junak, esta publicación). Casi todas las islas han sido objeto de detallado trabajo florístico y taxonómico, el cual recientemente ha incluido importantes estudios de plantas no vasculares (musgos, antocerotas y hepáticas, Carter 2015) y líquenes. La riqueza de taxones en las islas varía de 150 en Isla Santa Bárbara a 662 en Isla Santa Cruz, correspondiente con las predicciones basadas en el tamaño de la isla. La familia más común en las islas es Asteraceae (162 taxones, ≈16.5% de la flora), Poaceae (97 taxones, ≈10% de la flora), Fabaceae (78 taxones, ≈8% de la flora), y Brassicaceae (41 taxones, ≈4% de la flora).

Al igual que los sistemas insulares alrededor del mundo, las Islas del Canal son ricas en especies endémicas, con 98 taxones endémicos insulares representando

PLANTAS ENDÉMICAS DE LAS ISLAS DEL PACÍFICO DE BAJA CALIFORNIA

Las islas del Pacífico de Baja California son hogar de un gran número de plantas endémicas. Mientras que las endémicas insulares ocurren en cada isla o grupo de islas, Guadalupe es una maravilla botánica. Tiene más plantas endémicas que las otras siete islas del Pacífico de Baja California combinadas. Las imágenes abajo muestran endemismos de Isla Guadalupe. Fotografías de Archivo GECI/J.A. Soriano.



De izquierda a derecha: Palma de Guadalupe (*Brahea edulis*, Arecaceae), ciprés de Guadalupe (*Hesperocyparis guadalupensis*, Cupressaceae), y phacelia de Isla Guadalupe (*Phacelia phyllomanica*, Hydrophyllaceae).

una preciada pero amenazada parte de nuestro patrimonio natural. Estos taxones han sido históricamente amenazados por la introducción de animales invasores por los humanos. Desde que se han removido la mayoría de los animales invasores, algunos de los taxones endémicos insulares se recuperan. Otros taxones no se han observado desde la época de los primeros recolectores, tal como *Diplacus traskiae* y *Lycium verrucosum*, y son objeto de programas de redescubrimiento.

Las Islas del Pacífico de Baja California

Las islas del Pacífico de Baja California son 8 islas o grupos de islas. Siete de ellas son islas de origen continental que se encuentran cerca de la costa, mientras que Guadalupe es una verdadera isla oceánica aproximadamente a 260 km (161 mi) de la costa. La isla Guadalupe es parte de la Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe, la Isla Natividad pertenece a la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno y las otras seis islas o grupos de islas se incluyen en la Reserva de la Biosfera Islas del Pacífico de la Península de Baja California (ver Aguirre-Muñoz y Méndez-Sánchez, esta publicación). Todas las islas son administradas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), la Secretaría de Marina (SEMAR), la Secretaría de

Gobernación (SEGOB) y la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

Las islas varían en tamaño desde la pequeña San Jerónimo, de tan sólo 0.5 km² (0.2 mi²) y hogar de siete plantas nativas, a la isla Cedros, la más grande de las islas de California con un área de 350 km² (135 mi²) y 276 plantas nativas. La vegetación de las islas más norteñas es dominada por matorral suculento marino y especies típicas de la Provincia Florística de California, y poco a poco va cambiando a especies adaptadas a la aridez en las islas sureñas. Las islas más grandes exhiben este mismo gradiente en sus extremos norte y sur, y la isla más sureña (Natividad) es dominada por cactus y especies xerófitas. Tan sólo dos de las islas de Baja California no son hogar de especies de plantas endémicas a la isla, y todas las ocho son hábitat de plantas insulares especializadas que son endémicas a varias islas.

De las islas cercanas a la costa, es sorprendente que la más grande (Cedros) tiene la mayor cantidad de plantas endémicas, mientras que los complejos de islas más chicas San Benito (3.9 km², 1.5 mi²) y las Coronado (1.7 km², 0.6 mi²) tienen 3 especies endémicas de plantas cada una (Vanderplank et al. 2017). La

oceánica Isla Guadalupe es única, con casi una tercera parte de su flora nativa siendo endémica. Tiene más plantas endémicas que las otras siete islas combinadas y la flora conocida incluye al menos 176 plantas nativas. Los investigadores continúan descubriendo plantas que se creían extintas, plantas que son nuevos registros para isla Guadalupe y algunas que son nuevas para la ciencia.

La remoción de herbívoros introducidos de las islas ha sido clave para la sobrevivencia de muchas plantas endémicas insulares, particularmente de las islas cercanas a la costa, pero la Isla Guadalupe sufrió algunas extinciones de plantas previo a la erradicación de las cabras. De los 34 taxones endémicos de la isla, 3 son considerados extintos, incluyendo la paleo-endémica *Hesperelaea palmeri* (Oleaceae), *Castilleja guadalupensis* (Orobanchaceae), y *Pogogyne tenuiflora* (Lamiaceae). Si se considera toda la flora de la isla, 26 especies nativas se han perdido. La población del junípero de California (*Juniperus californica*, Cupressaceae) está en camino a ser extirpada con menos de diez individuos, todos en condición muy pobre. Esta especie y muchas otras son el foco de un proyecto de restauración en marcha.

EL FUTURO DE LA BOTÁNICA DE LAS ISLAS DE CALIFORNIA

Actualmente nos encontramos en un periodo crítico para la ciencia de las plantas y la conservación de las islas de California. Decisiones de conservación prudentes, tal como remover herbívoros invasores han resultado en la recuperación de la vegetación y especies; sin embargo, no todas las comunidades y los taxones individuales se han recuperado igual. Resulta claro que hay mucho más por aprender de estos sistemas biológicos y más trabajo de conservación por hacerse. Los científicos y conservacionistas tienen importantes papeles que jugar en los próximos años.

La planeación efectiva de la conservación depende de la disponibilidad de datos científicos de gran calidad. Esto significa que es importante enfocarse en entender la diversidad biológica en el archipiélago y en todos los grupos taxonómicos. Mientras que las flora de las islas Farallón y las islas del Canal han sido bien estudiadas, las islas de California todavía ofrecen nuevos descubrimientos. En la última década ha aumentado nuestro conocimiento de algas marinas, briofitas, líquenes y la corteza biológica del suelo. Por supuesto, estos organismos no viven aislados, cada uno está conectado con los otros en una red ecológica compleja. Como resultado, la conservación de una especie objetivo puede

involucrar estudiar sus relaciones ecológicas y tomar acción para preservar un importante polinizador o reducir el efecto de un depredador de semillas.

La botánica en el archipiélago se continuará beneficiando de nuevas tecnologías y técnicas de estudio innovadoras. Técnicas de genética son rutinariamente aplicadas para cuestiones que varían desde la distribución de una variación genética de una especie a nivel paisaje o a la historia evolutiva de floras enteras. El modelaje de la distribución se puede usar para predecir la ocurrencia de especies raras, algunas veces con impresionante exactitud. Estas nuevas herramientas son necesarias ahora más que nunca, mientras continuamos nuestro manejo de la extraordinaria flora de las islas de California.

REFERENCIAS

- Baldwin, B.G. 2007. Adaptive radiation of shrubby tarweeds (*Deinandra*) in the California Islands parallels diversification of the Hawaiian silversword alliance (*Compositae-Madiinae*). *American Journal of Botany* 94(2): 237-248.
- Bowen, L. and D. Van Vuren 1997. Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Conservation Biology*. 11:1249-1254.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life. A Natural History of the Islands of the World*. Natural History Press, New York. xii + 455 p.
- Carter, B.E. 2015. A checklist of the bryophytes of the California Channel Islands. *Madroño* 62(4): 186-207.
- Chin, S, J. Shaw, R. Haberle, J. Wen, and D. Potter 2014. Diversification of almonds, peaches, plums and cherries - Molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (Rosaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 76, 34-48.
- Darwin, C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London, John Murray.
- MacArthur, R.H., and E.O. Wilson 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. 203 p.
- USFWS – U.S. Fish and Wildlife Service. 2009. Farallon Wildlife Refuge: Final Comprehensive Conservation Plan and Environmental Assessment. U.S. Fish and Wildlife Service, San Francisco Bay National Wildlife Refuge Complex, Newark, CA, US.
- Vanderplank, S., A. Peralta Garcia, J. Valdez Villavicencio, and C. A. de la Rosa. 2017. *Plantas y Animales Únicos de las Islas de Baja California/Unique Plants and Animals of the Baja California Islands*. Botanical Research Institute of Texas. 136 p.
- White, P. 1995. *The Farallon Islands: Sentinels of the Golden Gate*. Scottwall Associates, Publishers, San Francisco, CA, US.

- C. Matt Guillems: mguillems@sbbg.org