

DARWIN Y LAS ISLAS

Valentín PÉREZ-MELLADO¹

RESUMEN.- *Darwin y las islas.* En su viaje de circunnavegación a bordo del *Beagle*, Charles Darwin visita numerosas islas. Las extraordinarias observaciones llevadas a cabo en las mismas sientan las bases de su pensamiento evolutivo e influyen decisivamente en la formulación posterior de sus teorías. Las islas son también objeto de brillantes observaciones geológicas que desembocan en la propuesta de una hipótesis general, vigente hoy día, sobre la formación de los atolones coralinos. Asimismo, Darwin elabora hipótesis biogeográficas sobre el proceso de colonización insular a partir de las evidencias acumuladas en su largo viaje.

A pesar de su brevedad, probablemente la visita a las islas Galápagos es la etapa más importante del viaje de Darwin. Los especímenes y datos obtenidos de tortugas terrestres y pinzones sirven años más tarde de sólida base para la explicación de la radiación adaptativa de un grupo de especies a partir de un antecesor común. Menos conocida es quizás la esencial influencia de las observaciones sobre los sinsontes de Galápagos (familia Mimidae), a partir de las cuales Darwin esboza, ya durante el viaje de regreso, las primeras reflexiones evolucionistas en sus famosas notas ornitológicas.

Las islas han jugado pues un papel esencial en la génesis de la teoría de la evolución por selección natural y, de hecho, constituyen hoy el mejor laboratorio natural para el estudio de los procesos selectivos. El caso paradigmático es el de la extraordinaria investigación llevada a cabo durante varias décadas en Galápagos por Peter y Rosemary Grant sobre los pinzones de Darwin.

Palabras clave: Pinzones de Darwin, Emberizidae, Sinsontes, Mimidae, Aves insulares, Galápagos.

SUMMARY.- *Darwin and the islands.* In his journey of circumnavigation aboard *H.M.S. Beagle*, Charles Darwin visited several islands. His extraordinary observations lay the foundations of evolutionary thought and influenced the subsequent development of his theories. The islands are also perceptively studied from a geological viewpoint, leading to the proposal of a general hypothesis, still extant, on the formation of coralline atolls. Likewise, Darwin developed some biogeographical hypotheses on the process of colonization of the islands from the evidence accumulated during his long journey. Perhaps the visit to the Galapagos Islands is, despite its brevity, the most important step of the trip. Specimens and data collected from tortoises and finches served years later as a solid basis for the explanation of adaptive radiation of a group of species from a common ancestor. Probably less well known is the crucial influence of observations on Galapagos' mockingbirds (family Mimidae), from which Darwin outlined, within his famous ornithological notes and during the return journey, the first thoughts of his evolutionary theory. Since Darwin's times, islands have played a key role in the genesis of the theory of evolution by natural selection. In fact, islands are today the best natural laboratory for the study of selective processes. The paradigmatic case is the remarkable research

conducted in the Galapagos over several decades on Darwin's finches by Peter and Rosemary Grant.

Key words: Darwin's finches, Emberizidae, Mimidae, Mockingbirds, Insular birds, Galapagos.

RESUM.- *Darwin i les illes.* En el seu viatge de circumnavegació a bord del *Beagle*, Charles Darwin visita nombroses illes. Les extraordinàries observacions que hi duu a terme estableixen les bases del seu pensament evolutiu i influeixen decisivament en la formulació posterior de les seves teories. Les illes són també objecte de brillants observacions geològiques que desemboquen en la proposta d'una hipòtesi general, vigent encara avui, sobre la formació dels atolls coral·lins. Així mateix, Darwin elabora hipòtesis biogeogràfiques sobre el procés de colonització de les illes a partir de les evidències acumulades en el seu llarg viatge. A pesar de la seva brevetat, probablement la visita a les Illes Galápagos és l'etapa més important del viatge de Darwin. Els espècimens i dades obtingudes de tortugues terrestres i pinsans, serveixen anys més tard de sòlida base per a l'explicació de la radiació adaptativa d'un grup d'espècies a partir d'un antecessor comú. Menys coneguda és potser l'essencial influència de les observacions sobre els sinsonts de Galápagos (família Mimidae), a partir de les quals Darwin esbossa, ja durant el viatge de retorn, les primeres reflexions evolucionistes en les seves famoses notes ornitològiques. Les illes han jugat doncs un paper essencial en la gènesi de la teoria de l'evolució per selecció natural i, de fet, constitueixen avui el millor laboratori natural per a l'estudi dels processos selectius. El cas paradigmàtic és el de l'extraordinària investigació portada a terme durant diverses dècades a Galápagos per Peter i Rosemary Grant sobre els pinsans de Darwin.

Paraules clau: Pinsans de Darwin, Emberizidae, Sinsonts, Mimidae, Aus insulars, Galápagos.

¹ Departamento de Biología Animal. Universidad de Salamanca
valentin@usal.es

Muchos son los trabajos que analizan de modo pormenorizado la génesis de las ideas evolutivas en Charles Darwin. En todos ellos se pone de manifiesto que el viaje del *Beagle* constituye un temprano punto de inflexión en su vida y motiva, de un modo relativamente paulatino, un cambio en su forma de ver el mundo natural y el progresivo deslizamiento hacia una concepción transformista, como entonces se decía, de los seres vivos (Browne, 1995). En este cambio tienen una esencial influencia tanto las lecturas previas de Darwin como las que hace durante las largas singladuras. Pero influyen especialmente la

multitud de observaciones sobre una extraordinaria variedad de medios y especies animales y vegetales. En general, se ha puesto un particular énfasis en la importancia de las observaciones que Darwin lleva a cabo en el cono sur del continente americano, con el hallazgo de formas fósiles y vivientes claramente relacionadas. Es sin duda así, pero también es cierto que las cortas visitas a multitud de islas enriquecen de un modo muy particular su mirada de naturalista y son esenciales en la maduración de su pensamiento evolutivo. En este trabajo tratamos de analizar la particular repercusión de las islas en el joven Darwin y

su prolongada influencia en toda su posterior carrera científica.

UN JOVEN NATURALISTA A BORDO

Cuando hablamos de Charles Darwin, solemos recurrir mentalmente al anciano venerable de sus últimas fotografías, a finales del siglo XIX. Pero cuando se produce la génesis de sus ideas evolutivas, Darwin es un joven que acaba de regresar de un periplo de casi cinco largos años, cargado de experiencias e ideas, curtido por la vida a bordo de un barco de guerra, por las largas expediciones terrestres, el contacto directo con catástrofes naturales, el ataque de bandoleros y un sinfín de aventuras que, por sí solas, merecerían un trepidante relato. En un reducido espacio, compartido con otros tripulantes (figura 1), Darwin se las apaña durante casi cinco años para vivir, trabajar intensamente y preparar una ingente cantidad de material científico que va llegando poco a poco a Inglaterra desde diversas escalas intermedias del recorrido. Es en este período en el que sus ideas sobre la evolución y su mecanismo principal comienzan a fraguar. De este modo, la mayor parte de los biógrafos de Darwin asumen que tales ideas se forjan tras el viaje del *Beagle*. Sin embargo, Eldredge (2005), tras un exhaustivo análisis de los cuadernos de notas y del diario de a bordo de Darwin, publicado por éste en dos ediciones de gran éxito en 1839 y 1845 (Darwin, 1845), concluye que los primeros esbozos de lo que entonces se llamaba transformismo, nacen durante la circunnavegación, poco después de la etapa en las islas Galápagos.

El viaje del *Beagle* es, en buena parte, un viaje de isla en isla. Sin menoscabo de la importancia que tienen sus



Figura 1. Reconstrucción de la cabina de popa del *Beagle*, donde Darwin vivió y trabajó durante el largo viaje alrededor del mundo.

Figure 1. Reconstruction of *Beagle's* poop cabin, where Darwin lived and worked during his long journey around the world.

largas estancias en zonas continentales, especialmente en Sudamérica, Darwin visita no menos de 14 islas o archipiélagos, algunos de ellos tanto a la ida como a la vuelta de su periplo alrededor del planeta. Sus primeras escalas ya corresponden a zonas subtropicales, como Madeira y las islas Canarias, aunque en este caso, las paradas son cortas y, por diversas circunstancias, muy poco o nulamente productivas desde el punto de vista naturalista. La primera escala insular de Darwin en Canarias constituye un perfecto fiasco. Una epidemia de cólera impide el desembarco en la isla de Tenerife y lo único que Darwin puede hacer es admirar el pico del Teide desde la cubierta del *Beagle* y recuperarse de las jornadas anteriores de mala mar y mareos.

EL ATLÁNTICO TROPICAL

El 16 de enero de 1832 llega a Cabo Verde, todavía “verde” él mismo como naturalista y marino. El *Beagle* ancla en Porto Praia, en la isla de Santiago, en lo que será el primer contacto

de Darwin con el mundo subtropical de las islas atlánticas. En Cabo Verde, Darwin baja a tierra y comienza minuciosas observaciones de la vegetación y de la influencia de los vientos dominantes sobre la misma, como hubiera hecho en el caso de desembarcar en Baleares y observar las formaciones de matas de *socarrell* en la zonas de tramuntana. Observa incluso árboles que tienen el tronco paralelo al suelo.

Darwin denota ya una temprana inquietud por determinados problemas, como el de la dispersión de las semillas o esporas por el viento y, en general, por los mecanismos de llegada de las especies a las islas. Así, muestra su sorpresa porque el profesor Ehrenberg, a su vuelta, encuentra en muestras de polvo de la zona de Cabo Verde, especies de infusorios propias de Sudamérica y otras desconocidas, pero ninguna especie de las entonces conocidas de África. Además, Darwin señala que a cientos de millas de tierra, sobre la cubierta del *Beagle*, se deposita polvo cargado de esporas de plantas criptógamas que, de ese modo, pueden dispersarse a través del océano y colonizar islas remotas. Aunque abundan sobre todo las descripciones geológicas, Darwin acomete observaciones de organismos marinos, como los nudibranquios y sus mecanismos de defensa, y de pulpos, su elaborada conducta y sus espectaculares cambios de coloración.

La siguiente parada insular corresponde a los islotes de San Pablo, el 16 de febrero. Resulta casi increíble la gran cantidad de observaciones detalladas y las conclusiones de esta brevísima visita a las también denominadas Rocas de San Pablo. La verdad es que ésta será ya la tónica general de todo el viaje. En estas islas, Darwin lleva a cabo anotaciones sumamente interesantes sobre el cleptoparasitismo de peces capturados

por alcatraces, que son robados por los cangrejos propios de las islas (género *Grapsus*). También observa que, a pesar de no existir plantas fanerógamas (plantas superiores con flores), las incipientes comunidades animales se estructuran a partir de la materia orgánica aportada por el guano de las aves marinas, con ectoparásitos de las aves, arañas que depredan sobre ellos, una mariposa nocturna que se alimenta de sustancias de las plumas y un coleóptero del género *Quedius*, además de otros pequeños organismos que viven bajo el guano. Pocos días después, el 20 de febrero, recalán “unas pocas horas” en Fernando de Noronha, ya frente a las costas brasileñas y en pleno neotrópico. Se trata de una isla cubierta de densos bosques. En este caso Darwin consigna pocas observaciones en su diario.

ISLAS AUSTRALES

Desde el 4 de abril hasta el 5 de julio de 1832, visita la zona de Río de Janeiro y comienza su primera etapa de exploración del continente sudamericano. Transcurren casi tres largos años (1832, 1833 y gran parte de 1834), en el prolongado período de expediciones al interior de Sudamérica, que conforman el periplo terrestre más importante de todo el viaje y uno de los momentos de incipiente maduración de las ideas transformistas en la mente de Darwin, especialmente gracias a las observaciones de grandes fósiles de especies claramente relacionadas con otras todavía vivientes en el continente. Durante este período, únicamente son visitadas algunas inhóspitas islas del cono sur como las Malvinas y la isla de Chiloé.

El *Beagle* ancla en las islas Malvinas o Falkland el 1º de marzo de 1833 y más tarde el 16 de marzo de 1834, dos

veces ¡en el intervalo de un año! En ambos casos, el barco fondea en Berkeley Sound, en la isla oriental. Darwin anota que el archipiélago está prácticamente a la misma latitud del Estrecho de Magallanes y señala su desolación tanto humana (sólo un oficial británico y una población de “rebeldes y asesinos”) como natural. En Malvinas Darwin aborda otro tema de la biología insular, el de los cambios del tamaño corporal respecto a las poblaciones continentales. Señala de este modo que los caballos han disminuido de tamaño, en una isla sin depredadores y muy pocos recursos, y vaticina que en el futuro habrá una raza de *ponies* propia de las Malvinas. También señala la disminución del tamaño corporal en el ganado vacuno y cómo en diferentes partes de la isla se encuentran vacas de diferentes coloraciones y libreas. Interpreta correctamente que esto se debe al aislamiento de tales subpoblaciones.

Hemos de resaltar que el diario del *Beagle* está redactado y publicado en 1839 y 1845 (primera y segunda ediciones), cuando ya Darwin tiene una idea muy clara de la evolución y su cabeza en plena ebullición transformista. También señala Darwin que el *Canis antarcticus*, el único mamífero endémico de Malvinas, desaparecería, como sucedió con el dodó *Raphus cucullatus* de las islas Mauricio, debido a la presión humana.

Otra observación asombrosamente moderna, es la de un cormorán que “juega” literalmente con un pez capturado, dejándole escapar hasta en ocho ocasiones y volviendo a capturarlo. Darwin realizaría después observaciones similares en el Jardín Zoológico de Londres sobre nutrias y sus bien conocidos juegos. En el recuento final sobre la fauna de las Malvinas, describe que una anátida, *Anas brachyptera*, apenas puede

volar y es extremadamente confiada. Hace aquí una muy interesante disquisición sobre el empleo de las alas para otras funciones muy distintas a las del vuelo como remar en esta especie, nadar en pingüinos o equilibrarse en las aves-truces. La reflexión tiene un *tufillo* evolutivo muy sugerente... En la misma, incluso menciona aves del registro fósil que no vuelan, como las moas de Nueva Zelanda (gén. *Dinornis*).

Tras esta primera visita a Malvinas, hemos de esperar hasta el 21 de noviembre de 1834, en que de nuevo recalca en una isla, Chiloé, ya en el océano Pacífico y de características muy peculiares, por completo alejadas de las que ya conoce en islas tropicales y subtropicales del Atlántico. Cerca de Chiloé, en la isla de San Pedro, Darwin tiene la oportunidad de capturar un zorro aparentemente endémico, *Canis fulvipes*, que es una de las escasas especies que llaman su atención en islas “muy pobres” que, aun así, le permiten especular sobre el modo en que los vertebrados han podido colonizarlas a partir del continente.

El capítulo dedicado a Chiloé tiene otro interés y es leer sus reflexiones “...cuando vemos, como en este caso, animales que parecen jugar un papel insignificante en el gran esquema de la naturaleza, uno se inclina a preguntarse por qué fueron creados.” (Darwin, 1845). Este lenguaje, a mediados de los años 40, unos 14 años antes de la publicación del Origen de las Especies (Darwin, 1859), se halla, aparentemente, lejos del exhibido en su obra fundamental.

GALÁPAGOS, UN PUNTO DE INFLEXIÓN

Casi un año después, el 15 de septiembre de 1835, Darwin llega a las islas

Galápagos, en la escala probablemente más significativa de todo el viaje. Únicamente permanece cinco semanas en el archipiélago, pero provisto ya de una extraordinaria experiencia como naturalista, de unos protocolos de trabajo de campo bien establecidos y de una mente en plena elaboración de ideas e hipótesis que tomarán cuerpo durante la visita de estas islas ecuatoriales.

Darwin establece rápidamente un paralelismo con Fernando de Noronha, observando el carácter extremadamente confiado de pingüinos, tortugas gigantes, pinzones y otras especies. Entonces, las islas llevan únicamente 6 años ocupadas por colonos y antes sólo han recibido la visita esporádica de bucaneros y balleneros. La población es tan sólo de unos 200 a 300 habitantes. Le llama mucho la atención no observar ni un sólo cocotero, a pesar de lo comunes que son en otras islas del Pacífico. Durante cinco semanas el *Beagle* recorre el archipiélago, visitando varias islas y avistando casi todas ellas.

Ya entonces, Darwin observa numerosos cerdos y cabras introducidos. Señala también que las tortugas son capturadas a centenares. Desde el principio, el joven naturalista detecta que las especies de Galápagos son endémicas, no se encuentran en ningún otro lugar, pero se observan diferencias sutiles entre unas islas y otras y, finalmente, existen claras afinidades con formas propias de Sudamérica.

Vale la pena detenerse un instante en lo que Darwin escribe en su relato del viaje del *Beagle* en su segunda edición de 1845. Ha vuelto del viaje de su vida hace escasamente nueve años, está en plena producción científica, en plena génesis de ideas que, de forma magistral, se plasman en estas frases sobre Galápagos. Las ideas transformistas han

ocupado ya su lugar en la mente de Darwin. Desde ese punto de vista, la frase de Darwin es palmaria y adquiere, con la perspectiva de los años, carácter histórico:

“El archipiélago constituye un pequeño mundo en sí mismo, o mejor dicho, una especie de satélite subordinado a América, de donde proceden algunos de sus habitantes y de donde ha recibido el carácter general de sus producciones autóctonas.”

DUDAS SOBRE LA VARIACIÓN ENTRE ISLAS

Aunque las autoridades locales le señalan que las grandes tortugas terrestres procedentes de cada isla son claramente diferentes, Darwin inicialmente no presta una particular atención a este hecho. Sin embargo, al volver del viaje y comenzar a redactar el diario, toma buena nota de tales diferencias y de las observadas por los especialistas en otros grupos como las iguanas terrestres y, por supuesto, las aves de varios órdenes.

También en el caso de las aves, las observaciones iniciales de Darwin no son por completo acertadas. Convencido de que no pueden existir grandes diferencias entre los individuos de una y otra isla, mezcla las capturas de pinzones y no señala en las etiquetas la isla de procedencia de cada uno de ellos. Cuando, ya en Londres, John Gould, el ornitólogo y excelente ilustrador encargado de estudiar las aves colectadas, le convence de que se hallan frente a trece especies diferentes, Darwin, angustiado (Browne, 1995), recurre a todos sus cuadernos de campo y a sus compañeros de viaje en el *Beagle* para tratar de reconstruir la procedencia de cada ejemplar, objetivo que conseguirá en gran medida. Esta anécdota demuestra hasta qué

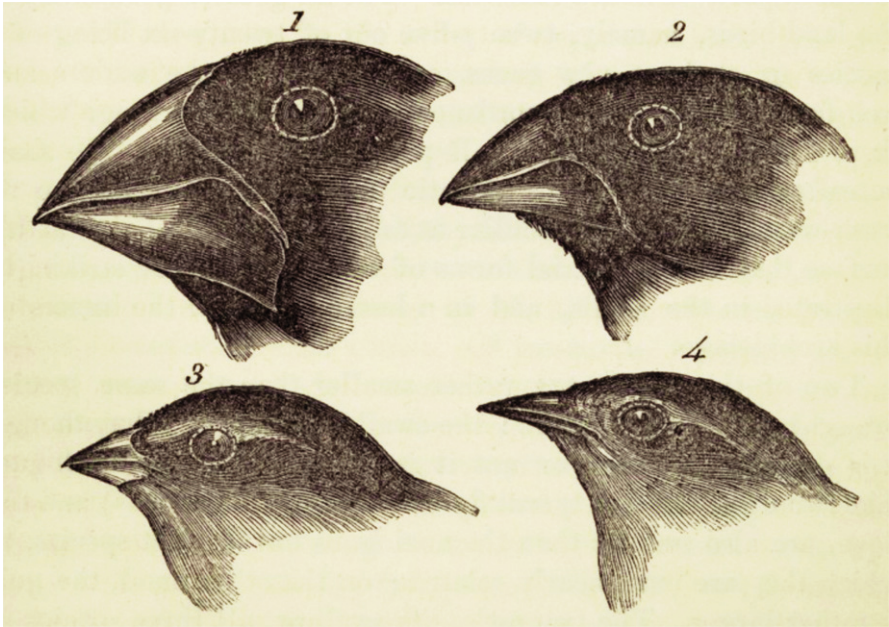


Figura 2. Cuatro pinzones de Darwin tal y como aparecen ilustrados en el relato del viaje del *Beagle* (Darwin, 1845, página 379), 1: *Geospiza magnirostris*, 2: *Geospiza fortis*, 3: *Geospiza parvula* y 4: *Certhidea olivacea*

Figure 2. Four Darwin's finches as they appeared illustrated in the Journal of Researches of the Voyage of *Beagle* (Darwin, 1845, page 379), 1: *Geospiza magnirostris*, 2: *Geospiza fortis*, 3: *Geospiza parvula* and 4: *Certhidea olivacea*

punto a su vuelta, detecta la importancia de esta diferenciación específica. Es más que probable que los primeros atisbos serios sobre la existencia de una variación a partir de un antecesor común maduraran como idea en Darwin tras el incidente con los pinzones y las conclusiones de Gould.

LOS PINZONES DE DARWIN

Pero, ¿son tan importantes los pinzones como Darwin supuso? Pues la verdad es que sí. Pocas especies de aves han sido estudiadas de un modo más exhaustivo y aún hoy día constituyen uno de los modelos más importantes en

nuestra comprensión de la evolución por selección natural. Ya en 1845, cuando Darwin prepara la segunda edición del diario del viaje, sus ideas están muy claras y denotan que los pinzones de Galápagos constituyen una pieza clave en la evolución de su propio pensamiento transformista.

Los pinzones de Darwin (familia *Emberizidae*) han sufrido en Galápagos una radiación adaptativa espectacular en la cual se observa, sobre todo, una drástica variación de la morfología del pico en función del tipo de alimento consumido, así como otros rasgos morfológicos relacionados con la realización de unos nichos ecológicos arborícolas,

terrestres o en otras zonas más particulares como los manglares. La especie más escasa actualmente es, precisamente, el pinzón de los manglares, *Camarhynchus heliobates*, sólo presente en Isabela, en las pequeñas áreas de manglares de la isla. Perteneció al grupo de los pinzones arborícolas. En total, se contabilizarían trece especies de pinzones de Darwin, de los cuales seis pertenecen al género *Geospiza* (figura 2), en el cual se hallan las especies básicamente granívoras y terrestres, cinco al género *Camarhynchus*, con especies insectívoras y frugívoras y una especie insectívora de menor tamaño corporal, *Certhidea olivacea*, aunque otros autores consideran que hay dos especies de *Certhidea*. *Certhidea olivacea* es, sin duda, el “menos pinzón” de los pinzones de Darwin (figura 3). Su nombre vernáculo, “pinzón curruca”, alude directamente a la similitud de dieta y morfología con las curruacas del Viejo Mundo. Finalmente, en la isla de Cocos existe otra especie emparentada, el pinzón de Cocos, *Pinaroloxias inornata* (figura 4).

Para buena parte de los géneros de pinzones, especialmente los presentes en las islas del Pacífico, los picos pueden ser asimilados a herramientas que sirven para la apertura eficaz de unos tipos u otros de semillas o para la obtención de otros recursos (Grant, 1987). En el caso de *Camarhynchus pallidus*, el pico-herramienta adquiere un significado mucho mayor, al ser una de las escasas especies de vertebrados capaces de emplear un instrumento, una ramita o una espina de un cactus con la que extrae las larvas de insectos de sus escondrijos.

En definitiva, los pinzones de Darwin se han diversificado debido a múltiples circunstancias como la antigüedad de su colonización, la acusada variabili-

dad de los recursos disponibles y su extraordinaria capacidad para aprender nuevas estrategias de obtención del alimento. Precisamente esta capacidad está ilustrada por el empleo de instrumentos. En *Geospiza difficilis*, el pico afilado ha permitido a la especie acceder a otro modo inusual de alimentación, la hematofagia. Esta especie practica una herida en la base de las alas de los alcatraces y se alimenta de su sangre.

En cuanto al origen de los pinzones, de acuerdo con las evidencias obtenidas por medio de la secuenciación de ADN, el ancestro de los pinzones de Darwin estaría en un grupo de Emberizidae de Sudamérica de dieta básicamente granívora (Grant & Grant, 2008). Los antecesores de los pinzones actuales habrían llegado a las Galápagos procedentes de Sudamérica o Centroamérica hace unos 2 a 3 millones de años. Posteriormente, a partir de Galápagos, se habría colonizado la isla de Cocos con propágulos que darían lugar a otra especie estrechamente emparentada, el pinzón de Cocos, *P. inornata*. En las filogenias actuales no se consideran las clásicas trece especies de pinzones, sino catorce, elevándose al rango específico la forma *Certhidea fusca*, antes clasificada como una subespecie de *C. olivacea*.

Uno de los aspectos más interesantes del proceso colonizador es que cuando los pinzones llegaron a Galápagos, el número de islas era menor que el actual: quizás únicamente existían cinco islas. Después, a medida que las islas fueron surgiendo, como consecuencia de la actividad volcánica, los pinzones comenzaron a colonizarlas. Los primeros pinzones se encontraron con un clima probablemente mucho más cálido y húmedo que el actual, con formaciones de selvas tropicales a las cuales se



Figura 3. El pinzón curruca, *Certhidea olivacea*, en la lámina ilustrativa de la parte III de Aves de la Zoología del *Beagle* (Gould, 1841).

Figure 3. The warbler finch *Certhidea olivacea* in the illustration plate of Part III of Birds, from the Zoology of Beagle (Gould, 1841).



Figura 4. El pinzón de Cocos, *Pinaroloxias inornata* (dibujo de Ana Pérez Cembranos).

Figure 4. The Cocos' finch *Pinaroloxias inornata* (drawing by Ana Pérez Cembranos).



Figura 5. Sinsonte de San Cristóbal, *Mimus melanotis*, ilustrado en la Zoología del Beagle (Darwin, 1841).
Figure 5. San Cristóbal mockingbird *Mimus melanotis* as illustrated in the Zoology of the Beagle (Darwin, 1841).

debieron adaptar. En una primera radiación adaptativa, aparecerían formas adaptadas a este clima tropical húmedo o quizás una sola especie (Grant & Grant, 2008). Después, la vegetación de las islas cambia, para transformarse en un bosque seco de hoja caduca en las tierras bajas y un bosque tropical verde en las zonas más altas. De acuerdo con tales cambios, los pinzones se diversifican y aparece, por un lado, el pinzón de Cocos, *P. inornata*, aislado en dicho enclave y, por otro, la rama evolutiva de los pinzones currucas, representados actualmente por el género *Certhidea*.

Por otra parte, habrían aparecido los ancestros del pinzón vegetariano, *Camarhynchus crassirostris*, como primer representante de la rama evolutiva de los pinzones arborícolas y que ahora

se considera el grupo hermano del resto de especies de este clado de pinzones arborícolas. Por fin, se habría diferenciado en pinzón de pico afilado, *Geospiza difficilis*, como primer representante del grupo de pinzones terrestres, que pertenecen todos ellos al género *Geospiza*. Es interesante señalar que la posición filogenética de *G. difficilis*, respecto al resto de pinzones terrestres, no está aún clara (Grant & Grant, 2008 y referencias incluidas). Posteriormente, en el grupo de pinzones terrestres se produjo la especiación que dio lugar, por una parte, a las formas claramente granívoras como *Geospiza magnirostris*, *Geospiza fortis* y *Geospiza fuliginosa* y, por otra, aparecieron dos especies dedicadas al consumo de flores de cactus, *Geospiza conirostris* y *Geospiza scandens*.



Figura 6. Sinsonte de Floreana,
Mimus trifasciatus
Figure 6. Floreana mockingbird
Mimus trifasciatus

Lo más interesante es que las características craneales relacionadas con la forma del pico de cada especie parecen haber modulado también las características de vocalización de las mismas, de modo que los cantos y reclamos actuarían como barreras imperfectas de aislamiento reproductivo. De este modo, la hibridación aparecería bajo determinadas circunstancias ambientales, permitiendo en cierta medida la introgresión genética entre especies próximas, lo que determinaría un mantenimiento o aumento de la variabilidad genética de las especies y la mayor facilidad para evolucionar hacia direcciones novedosas en caso de cambios en las condiciones ambientales. La hibridación, desde ese punto de vista, sería un motor del propio cambio evolutivo, añadiendo potenciali-

dades adaptativas a las poblaciones. Se supone que los híbridos son particularmente viables en condiciones ambientales favorables, pero no así cuando las condiciones son más extremas.

Los recientes trabajos de Abzhanov *et al.* (2004, 2006) han permitido describir el mecanismo genético subyacente a las variaciones en la formación del pico. La proteína Bmp4, involucrada en la morfogénesis craneal, parece la responsable de modular la formación del pico, su tamaño y forma. Inyectando un virus con el gen que codifica la proteína Bmp4, se consiguió modificar experimentalmente el tamaño y forma del pico. El estudio demuestra que, al menos en las cuatro especies de *Geospiza*, la forma y tamaño del pico están modulados por dicha proteína.



Figura 7. Sinsonte de Galápagos,
Mimus parvulus
Figure 7. Galapagos mockingbird
Mimus parvulus

El fenómeno de especiación alopatrida, esto es, de especiación ligada al aislamiento geográfico de las poblaciones, se ejemplifica notablemente bien en el caso de los pinzones de Darwin. Los estudios de los Grant (Grant, 1987; Grant & Grant, 2008 y referencias incluidas) a lo largo de varias décadas, han demostrado que en simpatria se produce una divergencia de carácter que ayuda al aislamiento ecológico de cada una de las especies. Cuando éstas se hallan en alopatría, las morfologías de sus picos y el tamaño y características del alimento consumido son casi coincidentes. Este es el fenómeno denominado de Divergencia de Carácter en Biología Evolutiva. Los Grant han demostrado que tanto la

morfología del pico como los cantos y reclamos, constituyen efectivas barreras en el aislamiento reproductivo, mientras que el plumaje y el cortejo no son barreras significativas entre los pinzones.

Lamentablemente, Darwin no tuvo la oportunidad de conocer la Isla de Cocos en Costa Rica (conoció otra isla de Cocos en el Índico). Allí habría podido observar al otro pinzón del grupo, *P. inornata*, que le habría sorprendido por la extraordinaria variedad de modos de obtención del alimento (Werner & Sherry, 1987). Una sola especie, en una única isla, posee por sí sola ¡la práctica totalidad de las estrategias exhibidas por todo el resto de pinzones de Darwin en las islas Galápagos!

Galapagos
MS 73
3304 cop } Gull: male
3305 cop } Dove: do: One of the most numerous birds in the Islands.
3306 cop } Thenca: male: Charles Isd —
3307 cop } do: do: Chatham Isd. —

These birds are closely allied in appearance to the Thenca of Chile (2169) or Callandra of la Plata (2216). In their habits I cannot point out a single difference; — They are lively inquisitive, active *run fast*, frequent houses to pick the meat of the Tortoise, which is hung up, — sing tolerably well; are said to build a simple open nest. — are very tame, a character in common with the other birds: I imagined however its note or cry was rather different from the Thenca of Chile? — Are very abundant, over the whole Island; are chiefly tempted up into the high & damp parts, by the houses & cleared ground.

I have specimens from four of the larger Islands; the two above enumerated, and (3349: female. Albermarle Isd.) & (3350: male: James Isd.). — The specimens from Chatham & Albermarle Isd appear to be the same; but the other two are different. In each Isld. each kind is *exclusively* found: habits of all are indistinguishable. When I recollect, the fact that the form of the body, shape of scales & general size, the Spaniards can at once pronounce, from which Island any Tortoise may have been brought. When I see these Islands in sight of each other, & [but *del.*] possessed of but a scanty stock of animals, tenanted by these birds, but slightly differing in structure & filling the same place in Nature, I must suspect they are only varieties. The only fact of a similar kind of which I am aware, is the constant asserted difference — between the wolf-like Fox of East & West Falkland Islds. [1835 Sep-Oct] — If there is the slightest foundation for these remarks the zoology of Archipelagoes — will be well worth examining; for such facts [would inserted] undermine the stability of Species.¹

Ornithology — Galapagos

3304 ♀ Gull: male
3305 ♂ Dove: do: One of the most numerous birds in the Islands.
3306 ♂ Thenca: male: Charles Isd.
3307 ♂ do: do: Chatham Isd. —

These birds are closely allied in appearance to the Thenca of Chile (2169) or Callandra of la Plata (2216). In their habits I cannot point out a single difference; — They are lively inquisitive, active, *run fast*, frequent houses to pick the meat of the Tortoise, which is hung up, — sing tolerably well; are said to build a simple open nest. — are very tame, a character in common with the other birds: I imagined however its note or cry was rather different from the Thenca of Chile? — Are very abundant, over the whole Island; are chiefly tempted up into the high & damp parts, by the houses & cleared ground.

I have specimens from four of the larger Islands: the two above enumerated, and (3349: female. Albermarle Isd.) & (3350: male: James Isd.). — The specimens from Chatham & Albermarle Isd appear to be the same; but the other two are different. In each Isld. each kind is *exclusively* found: habits of all are indistinguishable. When I recollect, the fact that the form of the body, shape of scales & general size, the Spaniards can at once pronounce, from which Island any Tortoise may have been brought. When I see these Islands in sight of each other, & [but *del.*] possessed of but a scanty stock of animals, tenanted by these birds, but slightly differing in structure & filling the same place in Nature, I must suspect they are only varieties. The only fact of a similar kind of which I am aware, is the constant asserted difference — between the wolf-like Fox of East & West Falkland Islds. [1835 Sep-Oct] — If there is the slightest foundation for these remarks the zoology of Archipelagoes — will be well worth examining; for such facts [would inserted] undermine the stability of species.

Figura 8. Fragmento de las notas ornitológicas de Galápagos, escritas por Darwin a bordo del *Beagle*, y transcripción de las mismas de Barlow (1963).
Figure 8. Fragment of Galapagos' ornithological notes, written by Darwin on board the *Beagle*, and their transcription by Barlow (1963).

OTRAS AVES MUY IMPORTANTES

Pero, sorprendentemente, no son los pinzones los que inspiran los primeros escritos evolucionistas de Darwin, sino otro interesante grupo de aves. En las notas ornitológicas de Galápagos, escritas a bordo del *Beagle*, tras dejar atrás dichas islas y durante las largas singladuras del Pacífico e Índico, Darwin escribe las anotaciones que pueden considerarse, históricamente, como el

primer lugar donde habla de la evolución, y donde, empleando la terminología de la época, expresa claramente un esbozo de pensamiento transformista. Sus reflexiones se basan sobre todo en los llamados sinsontes o *mockingbirds*, distintos en cada isla, pero claramente emparentados, y también en las tortugas terrestres y otras especies observadas en etapas anteriores del viaje.

Los sinsontes de Galápagos pertenecen al género *Mimus* (familia *Mimi-*

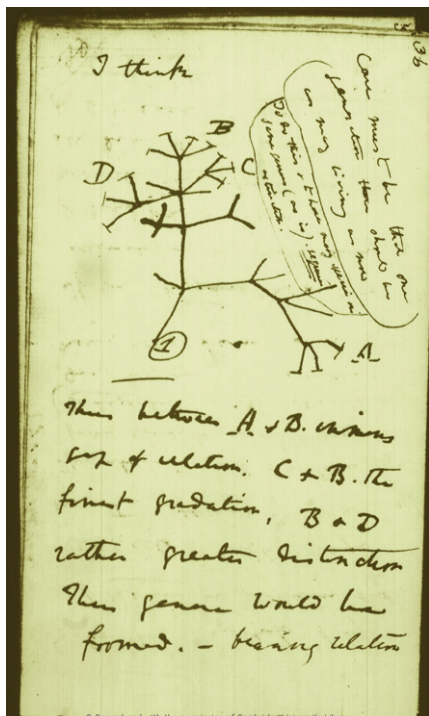


Figura 9. Primer árbol filogenético de la historia, dibujado por Darwin en su cuaderno B, uno de los cuadernos sobre la transmutación de las especies.

Figure 9. The first phylogenetic tree in history, drawn by Darwin in his notebook B on species' transmutation.

dae), aunque fueron considerados hasta 2007 como especies propias de un género exclusivo de Galápagos, *Nesomimus*, que ahora se incluye como subgénero de *Mimus*. Darwin colectó tres de las cuatro (para algunos autores actuales quizás cinco) especies de *Mimus*, *Mimus melanotis* en San Cristóbal (figura 5), *Mimus trifasciatus* en Floreana (figura 6) y *Mimus parvulus* en Isabela y Santiago (figura 7). Aunque hubo una confusión inicial en cuanto a las dos islas, de las visitadas por Darwin, que com-

parten la misma especie. Las especies fueron inicialmente descritas por John Gould como pertenecientes al género *Orpheus*, pero la participación de G.R. Gray en la publicación final de las aves en la Zoología del *Beagle*, permitió corregir el error ya que el género *Mimus* tiene prioridad sobre *Orpheus* (Darwin, 1841). La cuarta especie de sinsonte de Galápagos, *Mimus macdonaldi* de la isla Española, fue descrita muchos años después de la visita del *Beagle*. En suma, en sus notas ornitológicas Darwin concluye acertadamente que existen al menos tres formas diferentes en el material colectado.

Nos es indiferente si las notas se escriben al final de verano de 1835 o casi un año más tarde, cuando el *Beagle* va directo hacia Inglaterra por el Atlántico (Eldredge, 2005). Lo cierto es que son escritas a bordo y demuestran que las ideas evolutivas de Darwin ya han germinado antes de su vuelta a casa, al contrario de lo que sostienen la mayoría de los historiadores, exceptuando a Eldredge (2005) y algunos otros. De acuerdo con la transcripción publicada por Nora Barlow (Barlow, 1963), Darwin reflexiona sobre las similitudes de los sinsontes de Galápagos y otras aves observadas en Chile y Argentina. Señala que su conducta es muy similar en las cuatro islas donde las ha observado, pero que al menos hay tres grupos de especímenes que son claramente diferentes y exclusivos (subrayado este adjetivo en el manuscrito original de Darwin, figura 8) de dos de las islas en un caso y de otras dos en los restantes. Añade el hecho similar, sobre el que el gobernador de Galápagos le advirtió, respecto a las tortugas terrestres y su morfología diferente en cada isla. Concluye su disquisición con las evidentes diferencias entre los zorros lobunos que

ya había observado en las Malvinas oriental y occidental. El párrafo termina con una frase histórica, pues sin lugar a dudas se trata un una reflexión netamente transformista:

“Si existe el más mínimo fundamento para estos rasgos de la Zoología del archipiélago, deberían tomarse en consideración, ya que tales hechos socavarían la estabilidad de las Especies.”

FINAL DE VIAJE

Después de la intensa visita a las Galápagos, el *Beagle* hace una breve escala en Tahití, con un fugaz contacto de Darwin con el archipiélago de la Sociedad. Un mes después, recalca en Russell, en la isla Norte de Nueva Zelanda, también de modo muy breve y en un viaje que tiene ya más de vuelta impaciente que de lenta exploración y estudio. A comienzos del último año de periplo, se producen otras breves escalas en Australia y Tasmania y el 1 de abril de 1836, una visita muy breve a las islas Cocos en el Índico. El 29 de abril de 1836 recalcan en la isla Mauricio y poco después se produce otra parada en Ascensión.

En la breve visita a Cocos, Darwin se extiende en la gran variedad de la flora para una isla tan reducida y en consideraciones sobre el modo de dispersión de las distintas especies vegetales que han llegado desde centenares de kilómetros. Cocos tuvo una especial importancia en la formación del pensamiento de Darwin respecto a otro tema de su particular interés, el proceso de formación de los atolones coralinos.

En la isla de Ascensión el viaje casi toca a su fin. Pero aun así, Darwin hace muy interesantes observaciones, complementadas después por los estudios de los especialistas que describen las for-

mas de cada grupo. Es el caso de los ratones y la ratas, claramente introducidos pero que, sin embargo, varían de modo notable en cuanto a las coloraciones del pelaje y los tamaños corporales respecto a las que se encuentran en el continente. La frase de Darwin es, una vez más, concluyente respecto a su punto de vista sobre el origen de tales variaciones.

El último tramo del largo viaje remonta el Atlántico, con una escala en Santa Helena el 8 de julio de 1836 y en la isla de Ascensión el 19 de julio. Cruzando de nuevo el Atlántico hasta Brasil, el *Beagle* enfila hacia Inglaterra, con breves paradas en Cabo Verde el 31 de agosto de 1836 y algo después en Azores. El 2 de octubre de 1836, el *Beagle* rinde viaje en la misma isla, Gran Bretaña, donde comenzó casi cinco años antes su periplo.

Darwin posee poderosas intuiciones a su regreso del viaje que, poco a poco, plasma en sus famosos cuadernos de notas (“cuadernos sobre la transmutación de las especies”) en los que, ya en 1837 aparece un primer esquema evolutivo de obvio significado en el cuaderno B (figura 9). El cuaderno D no es menos importante, pues en el mismo aparecen las primeras reflexiones en torno al concepto de selección natural como mecanismo evolutivo (Eldredge, 2005).

A su regreso, Darwin se instala primero en Londres durante unos años. Pero tras su matrimonio y el nacimiento de sus primeros hijos, la pareja decide trasladarse a Down House, a unos 40 kilómetros de Londres, donde establecerán su residencia definitiva y en la cual Darwin elaborará la mayor parte de sus obras. Faltan aún casi tres lustros para la publicación del Origen de las

Especies, pero el gran naturalista ya no deja nunca más el tema.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, he de expresar mi gratitud a Carles López-Jurado, que me invitó amablemente a escribir este artículo y que ha tenido infinita paciencia con mis continuos retrasos en la presentación del manuscrito. Xisco Avellà ha llevado a cabo una excelente revisión lingüística del texto. Ana Pérez Cembranos ha aportado con maestría sus ilustraciones; mi agradecimiento por su excelente trabajo. Este trabajo se ha financiado parcialmente gracias al proyecto CGL2006-10883-CO-02 del Ministerio de Ciencia e Innovación. Este artículo está inspirado en las charlas impartidas dentro del *Any Darwin* promovido por la UIB en las islas Baleares.

BIBLIOGRAFÍA

- ABZHANOV, A. KUO, W.P., HARTMANN, C., GRANT, B.R., GRANT, P.R. & TABIN, C.J. 2006. The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. *Nature*, 442: 563-567.
- ABZHANOV, A., PROTAS, M., GRANT, P.R., GRANT, B.R. & TABIN, C.J. 2004. Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin's finches. *Science*, 305: 1462-1465.
- BARLOW, N. 1963. Darwin's Ornithological Notes. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Historical Series*, 2 (7): 201-278.
- BROWNE, J. 1995. *Charles Darwin. Voyaging. A Biography*. Pimlico, London.
- DARWIN, C. (ed.), 1841. *The Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836. Part III. Birds, by John Gould*. Smith, Elder and Co., London.
- DARWIN, C. 1845. *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by H.M.S. Beagle, under the Command of Captain FitzRoy, from 1832 to 1836*. Henry Colburn, London. 2ª edición.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection; Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- ELDRIDGE, N. 2005. *Darwin. Discovering the tree of life*. W.W. Norton & Company. New York.
- GRANT, P.R. 1987. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press.
- GRANT, P.R. & GRANT, B.R. 2008. *How and why species multiply. The radiation of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton.
- WERNER, T.K. & SHERRY, T.W. 1987. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 84: 5506-5510.

(Rebut: 01.06.09; Acceptat: 22.06.09)