



KANARIANSAARTEN LINTUJEN
KOLONISAATIO, LAJIUTUMINEN JA SUKUPUUTTO

LUK-tutkielma 750367A

Mariel Ruusulaakso

Toukokuu 2017

Oulun Yliopisto

Avainsanat:

Makaronesia, saarieliömaantiede, saaribiologia, levittäytyminen, erilaistuminen, lintujen evoluutio, fossiiliaineisto

Oulun Yliopisto

Biologian koulutusohjelma, eläinekologia

Tekijä: Mariel Ruusulaakso

Opinnäytetyön nimi: Kanariansaarten lintujen kolonisaatio, lajiutuminen ja sukupuutto

Ohjaaja: Laura Kvist

Työn valmistumiskuukausi ja –vuosi: Toukokuu 2017

Sivumäärä: 23

Tiivistelmä

Saaret ovat hyviä tutkimusympäristöjä evolutiivisten hypoteesien testaamiseen. Ensinnäkin ne ovat helposti rajattavissa olevia habitaatteja, ja lisäksi niille ominaista on endeemisen lajiston rikkaus. Yksi tunnetuimmista saarilla tehdyistä tutkimuksista taitaa olla Charles Darwinin tutkimukset Galápagossaarilla. Saarten endeemisten lajien tutkiminen loi perustan luonnonvalinnan ja evoluution teorioille. Sen jälkeen evolutiivista tutkimusta on tehty paljon myös muilla samankaltaisilla saarilla. Kanariansaaret ovat olleet tutkimuskohteena evoluutiobiologeille viimeiset pari vuosikymmentä. Tutkimuksilla on saatu selville esimerkiksi mitkä tekijät vaikuttavat luonnon monimuotoisuuteen ja mitä vaikutuksia niillä on.

Lintujen levittäytymisestä Kanariansaarille ei ole varmaa tietoa, mutta tiedetään kuitenkin että ne ovat olleet pitkän matkan levittäytyjiä mm. Välimeren alueelta ja Pohjois-Afrikasta. Kanariansaaria asuttavien lajien geneettinen tutkimus tukee yleistä käsitystä siitä, että saaripopulaatioilla on alhaisempi geneettinen monimuotoisuus kuin mannerpopulaatioilla. Näiden tutkimusten avulla on voitu myös päätellä joidenkin lajien kohdalla mistä Kanariansaaret on kolonisoitu ja milloin. Kanariansaarten endeemisistä lajeista 2/3 on kuollut sukupuuttoon, ja erittäin voimakkaana tekijänä on ollut ihmisen vaikutus. Fossiiliaineistojen avulla on selvitetty lisäksi sukupuuttoon kuolleiden lajien vuorovaikutussuhteita sekä vanhoja elinympäristöitä.

Sisällys

1. Johdanto.....	1
2. Kolonisaatio.....	3
2.1 Lintujen kolonisaatio Kanariansaarille.....	5
2.2 Afrikan sinitiaainen esimerkkinä	6
3 Lintujen erilaistuminen ja lajiutuminen Kanariansaarilla.....	11
3.1 Sinitiaaisalajit Kanariansaarilla.....	12
4. Sukupuutto.....	14
5. Yhteenveto.....	17
6. Lähdeluettelo	19

1. Johdanto

Kanariansaaret kuuluvat Makaronesian saaristoryhmään, ja ne sijaitsevat Pohjois-Atlantilla, lähellä Afrikan mannerta (Carracedo & Perez-Torrado, 2013). Lanzarote on saarista itäisin, se on n. 110 kilometrin päässä Pohjois-Afrikasta. Länteen päin mentäessä seuraavina tulevat Fuerteventura, Gran Canaria, Teneriffa, La Gomera ja kaksi läntisintä saarta ovat La Palma ja El Hierro, jotka ovat n. 460 kilometrin päässä Afrikan mantereesta. Kaikki saaret ovat suhteellisen nuoria, ne ovat syntyneet viimeisten 20 miljoonan vuoden aikana vulkaanisten tapahtumien myötä. Fuerteventura on saarista vanhin (n. 20 milj. vuotta), ja läntisimpien saarien; La Palman ja El Hierron arvioidaan olevan vain n. 1-2 miljoonaa vuotta vanhoja (Kuva 1). Kuitenkin Kanariansaarten alkuperä on epäselvä, ja siihen liittyviä hypoteeseja on useita. (Juan ym. 2000). Se on kuitenkin varmaa, etteivät saaret ole olleet yhteydessä Afrikan mantereeseen (Carracedo & Perez-Torrado, 2013).

Saarten lajikoostumukseen vaikuttavat muun muassa saarten koko, ikä, saarihabitaatin monimuotoisuus ja maantieteellinen sijainti; leveyspiiri sekä etäisyys lähimmästä mantereesta. Kanariansaarten vuotuiset keskilämpötilat ovat korkeat, mutta kuitenkin siellä on nähtävillä pientä vuodenaikaisvaihtelua, toisin sanoen ilmasto on subtrooppinen. Koska Kanariansaaret eivät ole olleet yhteydessä mantereeseen, voidaan todeta että saarten alkuperäiset taksonit ovat kaikki pitkän matkan levittäytyjiä Afrikasta, Euroopasta tai muilta lähimmiltä saarilta (Juan ym. 2000). Kanariansaarilla on paljon endeemistä lajistoa, ja se kuuluukin Välimeren alueen biodiversiteetin hotspot-alueisiin. Linnuista löytyy viisi endeemistä lajia ja monia alalajeja (Medail & Quezel, 1999).

Tässä tutkielmassa keskitytään Kanariansaarten linnustoon, ja tutkielman kohteena ovat sekä olemassa olevat, että sukupuuttoon kuolleet taksonit. Tutkielman tarkoitus on vastata kysymyksiin: (1) Miten linnut ovat levittäytyneet saarille? (2) Miten eristyneisyys vaikuttaa saarten populaatioihin ja niiden erilaistumiseen? (3) Miten saarten lintuyhteisöjen monimuotoisuus voisi kasvaa? (4) Kuinka paljon sukupuuttoon kuolleita lintulajeja on löydetty Kanariansaarilta ja mitkä tekijät ovat syynä lintujen häviämiseen saarilta? (5) Mitä fossiiliaineistosta voidaan saada selville kartoittaessa sukupuuttoon

kuolleita lintulajeja? Tämä aiempaan kirjallisuuteen pohjautuva katsaus antaa kokonaiskuvan siitä, miten ja miksi lajikoostumus saarilla muuttuu ajan saatossa.

2. Kolonisaatio

Tässä kappaleessa käydään läpi ensin yleisesti, miten lintujen kolonisaatio saarille tapahtuu. Sen jälkeen puhutaan tarkemmin, miten Kanariansaaret on kolonisoitu. Vielä lopuksi käydään läpi lajikohtainen esimerkki lintujen levittäytymisestä saarille. Esimerkkilajina on Afrikan sinitäinen (*Caeruleus teneriffae*).

Eristyneillä alueilla, kuten merten pienillä saarilla on yleensä paljon vain niille tyypillistä lajistoa. Syy siihen, miksi tällaisille alueille on kehittynyt oma lajistonsa, on isolaatiotekijät. Eliöt eivät pääse siirtymään niille sopivalta habitaatilta toiselle maantieteellisen esteen vuoksi. Saarten tapauksessa merkittävä este lajien levittäytymiselle on meri. Pitkät välimatkat saarelta toiselle tai lähimmälle mantereelle ja levähdyspaikkojen puute rajaa hyvin voimakkaasti lajeja ja yksilöitä, jotka pystyvät kolonisoimaan tällaisia alueita. Miten sitten alun perin ensimmäiset populaatiot ovat saarille levittäytyneet? Yleensä saaripopulaatiot ovat lähtöisin pienestä joukosta, joka on alun perin kuulunut mantereen populaatioon (Stervander ym. 2015). On olemassa paljon esimerkkejä, joissa saaret toimivat nieluina, ja yleinen ajatusmalli onkin, että kolonisaatio saarille tapahtuu pääasiassa yhteen suuntaan. Syy on se, että saaret ovat yleensä harvaan asutettuja ja vapaita habitaatteja löytyy helpommin kuin mantereelta, jossa lajimäärät ovat paljon suuremmat. Tästä syystä lajien välinen kilpailu on vähäisempää saarilla kuin mantereella (Bellemain & Ricklefs, 2008). Tämä vähäisempi lajienvälinen kilpailu verrattuna voimakkaampaan kilpailuun mantereilla on voinut ajan saatossa evoluution seurauksena eriyttää saaren ja mantereen populaatiot toisistaan niin, että jos saarten populaatiot palaisivat mantereelle, ne olisivat epäedullisessa kilpailuasemassa (Elton, 1958; Bellemain & Ricklefs, 2008). Viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet, että levittäytymistä tapahtuu myös melko paljon saarilta mantereille, tällöin puhutaan käänteisestä kolonisaatiosta. Suurin osa saarten lajeista ovat pitkän matkan levittäytyjien jälkeläisiä, jotka ovat onnistuneesti kolonisoineet saaret mantereilta, joten miksei myös levittäytyminen toiseen suuntaan onnistuisi (Bellemain & Ricklefs, 2008).

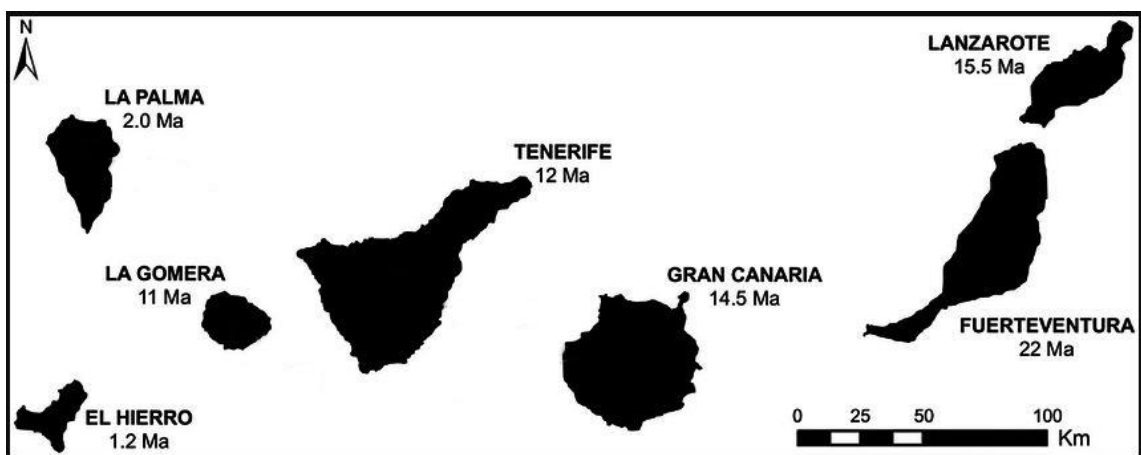
Uusille alueille levittäytyminen voi tapahtua neljällä eri tavalla (Bellemain & Ricklefs, 2008). Vikarianssi-levittäytymisessä yhtenäinen alue jakaantuu pienempiin osiin niiden väliin syntyneen levittäytymisesteen, kuten merialueen vuoksi (Sanmartn & Ronquist,

2004). Muita levittäytymisstrategioita on ihmisen avustama levittäytyminen ja pitkän matkan levittäytyminen vesialueen yli. Lisäksi on mahdollista, että esimerkiksi merenpinnan laskun seurauksena levittäytyminen saarelle tai saarelta pois voi tapahtua myös maata pitkin (Bellemain & Ricklefs, 2008). Ilman fylogeneettisiä ja fylogeografisia tutkimuksia lajien alkuperää on vaikea määrittää. Näiden tutkimusten määrä on lisääntynyt kuitenkin viime aikoina huomattavasti, joten myös tietoa eliöiden alkuperästä saadaan koko ajan lisää. Bellemain ja Ricklefs (2008) toteavatkin, että myös käänteiseen kolonisaatioon saarilta mantereille kiinnitetään tulevaisuudessa enemmän huomiota muissa ekologisissa ja eliömaantieteellisissä tutkimuksissa.

Lintujen kolonisaation todennäköisyyteen ja suuntaan vaikuttavia tekijöitä ovat lintupopulaation koko, poikastuottavuus ja levittäytymiskyky, mutta myös lähde- ja kohdealueiden yhteisöjen suhteellinen monimuotoisuus ja alueiden ympäristöolosuhteet. Saaret ovat rajattuja alueita ja siksi niillä usein on vähemmän lajeja, jotka voisivat levittäytyä verrattuna suuriin mantereisiin. Näin ollen voisi sanoa, että suunta mantereelta saarille olisi luontaisempi kolonisaatiolle kuin saarilta mantereelle. On kuitenkin saaria, joissa populaatiotiheydet ovat korkeat ja nämä tuottavat yleensä suhteessa enemmän levittäytymiskykyisiä populaatioita kuin mantereiden populaatiot. Tekijöistä, jotka laukaisevat jonkun populaation levittäytymisen uusille alueille, tiedetään hyvin vähän. Saarten lintupopulaatiot voivat helposti menettää levittäytymiskykynsä evoluution myötä, varsinkin saarilla, joista puuttuvat petoeläimet, tai joissa ei tarvitse liikkua pitkiä matkoja esimerkiksi ravinnon haussa. Siksi useat lentokyvyttömät linnut elävätkin saarilla ja levittäytyminen takaisin mantereelle olisi näille lajeille hyvin haasteellista (Bellemain & Ricklefs, 2008). Etäisyydellä on myös suuri merkitys mahdollisille kolonisaatioreiteille. Todennäköisemmin eliöt levittäytyvät ensin lähdepopulaatiota lähimpinä oleville saarille, kuin kauempana oleviin. Lisäksi perustajavaikutusilmiöllä on oma vaikutuksensa ominaisuuksien monimuotoisuuteen. Usein uudelle alueelle levittäytynyt populaatio on voimakkaammin erilaistunut ominaisuuksiltaan verrattuna lähtöpopulaatioon ja ”kantaisien ja -äitien” populaatioon (Kvist ym. 2005).

2.1 Lintujen kolonisaatio Kanariansaarille

Kanariansaarten kohdalla tiedetään, että kaikki siellä elävät alkuperäiset taksonit ovat pitkän matkan levittäytyjiä. Saarille lajit ovat useimmiten levittäytyneet Makaronesian muilta saarilta tai Välimeren alueelta, mutta mahdollisesti myös vähän kauempaa, kuten Itä-Afrikasta, Aasiasta ja jopa Australiasta. Ehkä yleisimpiä kolonisaation lähtöalueita ovat olleet Kanariansaarista katsottuna lähimmät manneralueet, Pohjois-Afrikka ja Pyreneiden niemimaa (Juan ym. 2000, Kvist ym. 2005). Välimatkat Kanariansaarilta lähimmille mantereille ovat melko lyhyet varsinkin, kun verrataan moniin muihin mereisiin saariin. Siksi on hyvin todennäköistä, että helposti dispersoivat lajit, kuten monet linnut, ovat kolonisoineet saaret useampaan kertaan ajan kuluessa (Kvist ym. 2005). Lyhyen välimatkan lisäksi nykyiset merivirtaukset ja tuulet ovat sopivia lähimmiltä mantereilta Kanariansaarille levittäytyessä. Ajoittamalla saarten muodostumisajankohdat (Kuva 1.), saadaan selville milloin eliöiden kolonisaatio saarille on ollut mahdollista. Lisäksi on syytä muistaa, että saaret ovat aina olleet vulkaanisesti aktiivisia ja myös jääkausi pohjoisella pallonpuoliskolla on saattanut aiheuttaa muutoksia ilmastossa ja habitaattien elinkelpoisuudessa eri ajanjaksoina (Juan ym. 2000). Siksi on myös mahdollista, että on ollut tilanteita, jolloin sinne levittäytyneet lajit ovat kuolleet sukupuuttoon saarten elinkelvottomuuden takia ja uudelleen levittäytyminen on tapahtunut vasta paljon myöhemmin (Grant, 1979; Juan ym. 2000).



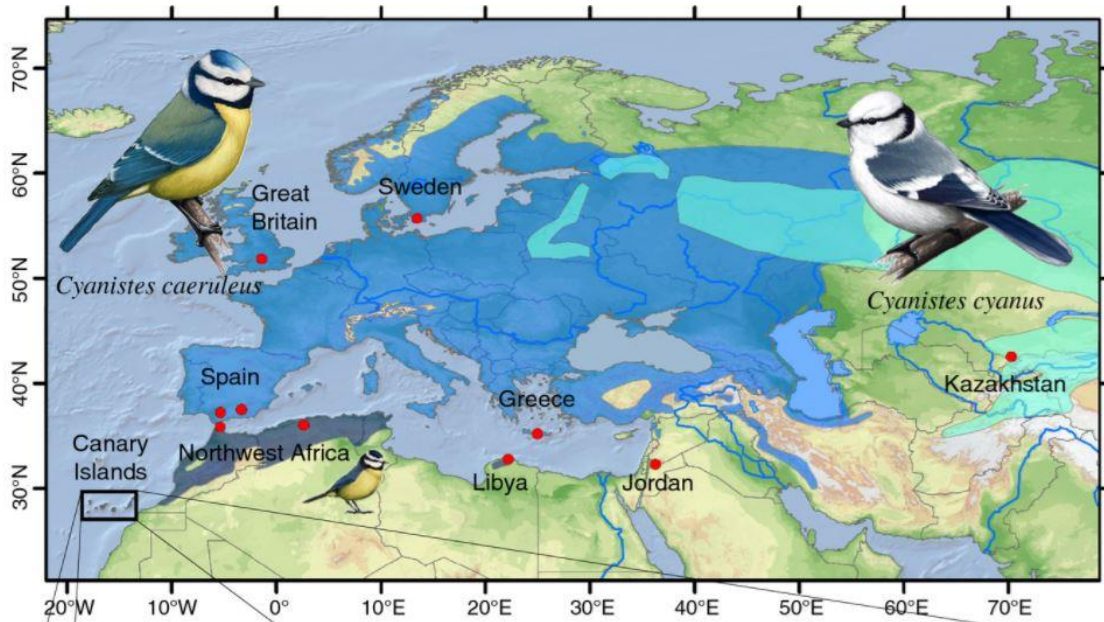
Kuva 1.

Kanariansaarten 7 pääsaarta ja niiden arvioidut geologiset iät Carracedon & Dayn (2002) mukaan. (Kuva mukailtu Rumeu ym., 2014 mukaan)

2.2 Afrikan sinitiaainen esimerkkinä

Afrikan sinitiaainen (*Cyanistes teneriffae*) on Kanariansaarten linnuista laajimmalle levinnyt laji. Se esiintyy kaikilla Kanariansaarten seitsemästä pääsaaresta, ja siihen kuuluu viisi eri alalajia (Illera ym. 2012). La Palman on asuttanut *Cyanistes teneriffae palmensis*, El Hierron *C. t. ombriosus*, La Gomeran ja Teneriffan *C. t. teneriffae*, Gran Canarian *C. t. hedwigae* sekä Fuerteventuran ja Lanzaroten *C. t. degener*. Kanariansaarten lisäksi Afrikan sinitiaisen alalajeja esiintyy Marokossa, Algeriassa, Tunisiassa ja pienellä Italian saarella, Pantellerialla sekä Libyan koillisosissa. Muilla Makaronesian saarilla sinitiaispopulaatioita ei esiinny lainkaan. Afrikan sinitiaisen lisäksi on kaksi muuta sinitiaislajia, jotka ovat Euroopan sinitiaainen *Cyanistes caeruleus* ja valkopäätiainen *C. cyanus*, joiden molempien alalajeja esiintyy Aasian ja Euroopan alueella (Kuva 2.). Sinitiaisten alkuperä on ollut arvoitus ja siksi aiheena myös hyvin kiistelty (Stervander ym. 2015). Tutkimuksissaan Illera ym. (2011) osoitti, että nykyiset Pohjois-Afrikan asuttaneet sinitiaispopulaatiot voivatkin olla peräisin Kanariansaarilta. Tässä mahdollisena tapahtumana on ollut, että aikojen saatossa saarille levittäytyneet ja siellä erilaistuneet populaatiot ovatkin kolonisoineet mantereen uudelleen (Illera ym., 2011). Sinitiaisten varhaisin levittäytyminen saarille on kuitenkin ollut vielä epäselvää. Lintujen morfologiseen rakenteeseen pohjautuneet tutkimukset ovat osoittaneet, että kolonisaatiotapahtumia olisi ollut vain yksi mantereelta saarille ja levittäytyminen järjestyksessä muille saarille olisi tapahtunut askelkivimallin mukaisesti (Grant 1979). Kvistin ym. (2005) ja Dietzen ym. (2008) näkemys taas oli, että varhainen kolonisaatio olisi tapahtunut ensin vain Teneriffalle, josta populaatiot olisivat levittäytyneet myöhemmin muille saarille. Teneriffalla vaikuttaisi olevan näiden tulosten valossa keskeinen rooli Kanariansaarten kolonisaatioprosesseissa. Mitä kauemmas mennään Teneriffasta, sitä enemmän eroavaisuuksia on löydettävissä saarten populaatioissa verrattuna Teneriffan populaatioon. Kuitenkaan yksiselitteistä levittäytymisjärjestystä Teneriffalta muille saarille ei ole, vaan mahdollisia selityksiä on useita. (Kvist ym., 2005; Dietzen ym., 2008). Dietzenin (2008) mukaan La Palman asutti eurooppalainen populaatio. La Palman kolonisaatio oli siis erillinen tapahtuma, kun taas muiden saarten populaatiot ovat tulosta yhdestä ja samasta kolonisaatiotapahtumasta (Illera ym., 2011; Päckert ym., 2013). Kvistin ym. (2005) ajatus sinitiaisten kolonisaatiosta Kanariansaarilla

on ristiriidassa perinteisen askelkivimallin kanssa sekä sen kanssa, että populaatiot kolonisoivat vanhemmat saaret ensin.



Kuva 2.

Kartta Kanariansaarten sijainnista sekä sinitiaislajien (*Cyanistes caeruleus*, *Cyanistes cyanus* ja *Cyanistes teneriffae*) levinneisyyksistä. (Ote artikkelista: Stervander ym., 2015)

Kolonisaatioreittien tulkintaa voi hankaloittaa sukupuutot saarten populaatioissa, takaisinkolonisaatiot ja saarten keskinäinen erilaistuminen evoluution myötä. Edelleen on epäselvää, mistä ensimmäiset kolonisoijat saapuivat Teneriffalle. Pohjois-Afrikka vaikuttaisi olevan mahdollinen lähdealue, mutta myöskin Etelä-Euroopasta on voinut levittäytyä populaatioita Kanariansaarille. Tällöin on ollut mahdollista, että Teneriffaa ennen populaatiot Euroopasta olisivat kolonisoineet La Palman, tai vaihtoehtoisesti Pohjois-Afrikasta saapuneet populaatiot olisivat levittäytyneet ensin Fuerteventuralle. La Palman populaatio onkin geneettisten ominaisuuksiensa puolesta lähimpänä Euroopan populaatioita verrattuna muihin Kanariansaarten populaatioihin (Kvist ym., 2005).

Pohjois-Afrikassa metsäalan laajuus on vaihdellut viimeiset 8 miljoonaa vuotta monsuunikierron mukaan. Vaihtelut ovat olleet huomattavia, ja siksi on mahdollista, että Afrikan sinitiaisten levinneisyys on myös vaihdellut eri ajanjaksoina Pohjois-Afrikassa. Kuivina kausina vähäisen metsäpeitteen vuoksi myös sinitiaisia on ollut vähemmän,

verrattuna kosteisiin kausiin. Tämä on saattanut johtaa siihen, että sinitiaiset ovat kolonisoineet Kanariansaaret, koska siellä on ollut tiettyinä ajanjaksoina paremmat elinmahdollisuudet verrattuna Pohjois-Afrikkaan. Stervander ym. (2015) esitti, että sinitiaiset olisivat levittäytyneet Kanariansaarille kolmessa eri vaiheessa. Ensimmäinen kolonisaatio arvioidaan tapahtuneen noin 4 miljoonaa vuotta sitten La Palmaan. Samoin kuin Libyan populaatio, La Palmaan levittäytynyt populaatio oli lähtöisin afrokanarialaisesta esi-isästään. Mutta kun otetaan huomioon La Palman saaren arvioitu ikä, joka on vain n. 2 miljoonaa vuotta, tämän kolonisaatiotapahtuman ei pitäisi olla ollut mahdollinen (Stervander ym., 2015; Golhi ym., 2015). Tämä saattaa viitata populaatioiden kiihtyneeseen evoluutionopeuteen, jota saaripopulaatioille on usein ehdotettu (Woolfit & Bromham, 2005). Toinen vaihtoehto on, että ensimmäinen kolonisaatio on tapahtunut ensin vanhemmille saarille, kuten Teneriffalle tai La Gomeraan, josta populaatiot olisivat myöhemmin levittäytyneet La Palmaan. Tämä La Palman populaatio olisi säilynyt samalla, kun muiden saarten populaatiot olisivat kuolleet sukupuuttoon tai menettäneet elintilansa toisen mantereelta tulleen kolonisaatioaallon myötä. Lisäksi on mahdollista, että La Palman nykyinen populaatio syntyi jo mantereella ennen La Palman saaren muodostumista. Populaatio olisi levittäytynyt mantereelta La Palmaan, ja mantereen lähdepopulaatio olisi kuollut sukupuuttoon jossakin vaiheessa. (Stervander ym., 2015; Golhi ym., 2015).

Seuraava kolonisaatiotapahtuma tapahtui keskimmäisiin saariin; La Gomeraan, Teneriffaan ja Gran Canariaan noin 2 miljoonaa vuotta sitten. Lisäksi El Hierron sukuhaara on tältä ajalta, mutta Stervander ym. (2015) epäilee, että kyseinen saari ei ole ollut ensisijainen kolonisaation kohde, eikä myöskään myöhempien itä-länsi-suuntaisten askelkivilevittäytymisten lähdealue. Syynä voidaan jälleen pitää saaren ikää, joka on vain 1,2 miljoonaa vuotta. Lisäksi geneettisessä monimuotoisuudessa on suuret erot El Hierron ja Kanariansaarten keskimmäisten saarten populaatioiden välillä, eikä tähän vaikuttaisi olevan syynä ainakaan pullonkaulailmiöt tai perustajavaikutus. Stervander ym. (2015) pitää todennäköisenä, että El Hierron populaatio ei ole levittäytynyt askelkivimallin mukaan. He pitävät mahdollisena, että varhaisten kolonisaatioiden jälkeen isommille saarille, kuten Gran Canarialle, levittäytyneistä populaatioista osa on kolonisoinut El Hierroon joko suoraan tai jonkun toisen saaren kautta. Vaihtoehtoisesti Stervander ym.

(2015) uskoo, että Kvistin ym. (2005) käsitys, että ensimmäinen kolonisaatio olisi tapahtunut Teneriffalle, josta vasta myöhemmin populaatiot olisivat levittäytyneet muille keskisaarista ja El Hierroon, on mahdollinen (Stervander ym., 2015). Viimeisin kolonisaatio ajoittuu vain noin 100 000 vuoden päähän, jolloin sinitiaipopulaatiot levittäytyivät Lanzaroteen ja Fuerteventuraan (Stervander ym., 2015).

Tämä kolonisaatiomalli tukee sitä, että joko klassista askelkivikolonisaatiota mantereelta saariin ei tapahtunut tai, jos se tapahtui, välivaiheen populaatiot ovat ajan saatossa hävinneet tai kuolleet sukupuuttoon (Larrasoana ym. 2003, 2013). Stervander ym. (2015) osoitti omissa tutkimuksissaan, että La Palman populaatio olisi jääne vanhoista Pohjois-Afrikan populaatioista. Se joko jakaa yhteisen esi-isän Pohjois-Afrikan populaatioiden kanssa tai sitten on tapahtunut nopea, peräkkäinen erkaantuminen afrikkalaisesta esi-isästä (Stervander ym., 2015).

Vaikka Kanariansaarten sinitiaisten geneettistä rakennetta on tutkittu paljon, kuten myös fenotyyppejä ominaisuuksia (rakenne, laulu, höyhenpuku), Afrikan sinitiaisten fylogeneettinen historia ei ole täysin selvillä, sillä sen tutkiminen on osoittautunut hyvin haastavaksi ja siksi erilaisia mahdollisia tapahtumia on esitetty hyvin paljon. Erityisen kiistellyjä aiheita ovat olleet kolonisaatiotapahtumien määrä, kolonisaatioreitit saarilla ja saarten ja mantereiden välillä sekä geneettisesti poikkeavan La Palman populaation alkuperä. Se, nähdäänkö Kanariansaaret kolonisaationieluina vai kolonisaatiolähteenä mantereille, vaihtelee suuresti. Tämän voisi Stervanderin ym. (2015) mukaan selittää osittain sattuman kautta tapahtuneilla vahvoilla pullonkaulailmiöillä ja epätäydellisillä sukulinjojen jakautumisella (lineage sorting) Kanariansaarten haarassa.

Saaret yleensä nähdään kolonisaationieluina, jonne levittäytyy populaatioita mantereilta. Vaikka varmasti valtaosassa tilanteita tämä pitääkin paikkansa, viimeaikaiset tutkimukset ovat paljastaneet esimerkkejä myös tilanteista, joissa saari on kolonisaation lähdealue. Takaisinkolonisaatiot saarelta mantereelle ovat melko harvinaisia, mutta kuitenkin on hyvin tärkeää huomioida myös saaret mannerpopulaatioiden evolutiivisessa tutkimuksessa, sillä ne voivat paljastaa tärkeitä asioita eliöiden historiasta. (Filardi & Moyle, 2005).

Afrokanarialaisen sinitiaisen kohdalla Illera ym. (2011) ja Päckert ym. (2013) tutkimuksissaan ehdottavat, että takaisinkolonisaatiota on tapahtunut itäisiltä pieniltä saarilta takaisin mantereen populaatioihin, Marokkoon ja Algeriaan. Stervanderin ym. (2015) tutkimukset eivät kuitenkaan tue tätä ajatusta. He muun muassa toteavat, että saarten populaatioiden geneettinen muuntelu on selkeästi alhaisempaa verrattuna Afrikan mantereen populaatioihin ja viimeaikaiset mikrosatelliittitutkimukset tukevat tätä. Heidän sukupuuhun pohjautuvat tutkimuksensa antavat näyttöä myös sille, että mantereen populaatiot, verrattuna itäisten saarien populaatioihin, ovat varhaisempia. Lisäksi vaikuttaisi siltä, että nykyiset Lanzaroten ja Fuerteventuran populaatiot ovat käyneet melko hiljattain geneettisessä pullonkaulassa, jossa luultavimmin on ollut kyseessä perustajavaikutus. Näitä merkkejä ei ole nähtävillä mantereen populaatioissa. Siksi Stervander ym. (2015) uskookin, että nykyiset melko suuret mantereen populaatiot eivät ole kasvaneet Kanariansaarten itäosista tulleiden levittäytymisten seurauksena. Heidän tutkimuksensa tukevat yleistä käsitystä, jossa saaret toimivat yleensä nieluina populaatioiden levittäytymisessä. (Stervander ym., 2015).

3 Lintujen erilaistuminen ja lajiutuminen Kanariansaarilla

Tässä kappaleessa käydään läpi sitä, miten eristyneisyys vaikuttaa Kanariansaarten populaatioihin ja niiden erilaistumiseen. Lisäksi tutustutaan myös erilaisiin esimerkkilajeihin ja käydään läpi vähän tarkemmin Afrikan sinitiaisen alalajeja Kanariansaarilla.

Populaatioiden erilaistumiseen ja lajiutumiseen liittyvien prosessien tutkimiseen helpoimpia malleja ovat saaret. Tähän on syynä se, että kolonisaatiotapahtumia saarilla voidaan tarkastella omina erillisinä evoluutiojaksoinaan (Clegg, 2009). Uudelle saarelle levittäytyneen populaation geneettinen monimuotoisuus on mantereen lähtöpopulaatioon verrattuna selkeästi alhaisempaa. Geneettisellä ajautumisella on tässä tärkeä rooli. Populaatiokoko on pieni perustajanvaikutuksen ja erilaisten pullonkaulailmiöiden seurauksena ja voi jopa johtaa sukusiitokseen populaatiossa (Frankham, 1997).

Sukusiittoisuus aiheuttaa populaation yksilöissä niiden elinkyvyn heikkenemistä, mikä samalla voi aiheuttaa heikkenemistä niiden kyvyssä sopeutua erilaisille ympäristön biottilisille ja abiottilisille muutoksille (Frankham, 1997). Tästä hyvänä esimerkkinä on Kanariansaarten pikkukorppikotka (*Neophron percnopterus majorensis*), jonka populaatiokoko on voimakkaasti pienentynyt tuholaismyrkkujen käytön ja salametsästyksen seurauksena. Lisäksi voimakkaasti vähentynyt haaskojen määrä vaikeuttaa pikkukorppikotkan ravinnonsaantia. Siksi ennen laajalle levinnyt, kaikki Kanariansaaret asuttaneen pikkukorppikotkan populaatio on laskenut n. 200 yksilöön, jotka asuttavat nykyisin vain itäisiä Kanariansaaria (Illera ym., 2016). Pieni populaatiokoko on johtanut sukusiittoisuuteen ja sukusiitosheikkouteen populaatiossa, mikä näkyy mm. ongelmina pikkukorppikotkien lisääntymisessä (Agudo ym., 2012).

Pieni populaatiokoko eristyneillä saarilla johtaa helposti evoluutionopeuden kasvuun. Populaatioissa alkaa tapahtua erilaistumista, koska ne eivät pääse olemaan yhteydessä toisten saarten tai mantereiden populaatioihin. Perustajanvaikutuksen seurauksena saarelle levittäytynyt populaatio on geneettisiltä ominaisuuksiltaan hyvin rajallinen verrattuna lähdepopulaatioon. Tämä aiheuttaa sen, että tietyt populaation ominaisuudet katoavat ja tietyt taas rikastuvat uudelle saarelle levittäytyneessä populaatiossa (Woolfit

& Bromham, 2005). Tämä saarten populaatioiden alhainen geneettinen monimuotoisuus voi parantua uusien populaatioiden levittäytyessä saarille tai populaation sisällä tapahtuvien pistemutaatioiden seurauksena (Hartl and Clark, 1997; Illera ym., 2016).

Kuitenkin olisi syytä muistaa, että isolaatio ei aina johda erilaistumiseen (Illera, 2016). Tästä hyvänä esimerkkinä on Illeran ym. (2014) tutkimus pikkupensaskertuista (*Sylvia conspicillata*). He huomasivat tutkimuksessaan, että Makaronesian pikkupensaskerttujen populaatioissa ei ollut juurikaan huomattavissa erilaistumista niiden morfologiassa, genetiikassa tai laulussa (Illera ym., 2014). Yleensä lintupopulaation erilaistuminen on tunnistettavissa muutoksista niiden laulussa (Grant and Grant, 2010).

Kanariansaarilla, kuten myös monilla muilla merten saarilla, on paljon vain niille tyypillistä, endeemistä lajistoa. Kanariansaarten lajistoon kuuluu yhteensä viisi eri endeemistä lintulajia, jotka ovat Kanariankyyhky (*Columba bollii*), Palmankyyhky (*Columba junoniae*), Kanarianpeippo (*Fringilla teydea*), Kanariantasku (*Saxicola dacotiae*) sekä Kanariantiltalti (*Phylloscopus canariensis*) (Kvist ym., 2005). Lisäksi saarilla asustaa 30 erilaista endeemistä alalajia (Kvist ym., 2005).

3.1 Sinitiaisalalajit Kanariansaarilla

Kuten jo aikaisemmin on sivuttu, Kanariansaarilla elää viisi eri sinitiaisalalajia. Pitkään kuitenkin luultiin, että niitä olisi ollut vain neljä (Kvist ym. 2005). Alkuperäiset tutkimukset perustuivat pitkälti fenotyypisten erojen havainnointiin ja näiden perusteella Gran Canarian, Teneriffan ja La Gomeran populaatiot vaikuttivat kaikki samalta alalajilta (*Cyanistes teneriffae teneriffae*) (Lesson, 1831; Illera ym., 2016). Vasta paljon myöhemmin tehdyt ensimmäiset fylogeneettiset tutkimukset (Kvist ym. 2005) osoittivat, että Gran Canarian populaatio onkin oma alalajinsa (*Cyanistes teneriffae hedwigae*). Geneettisenä merkkialueena oli mitokondrio-DNA:n kontrollialue (Kvist ym. 2005).

Kanariansaarten sinitiaispopulaatioita ja niiden ulkoisia eroavaisuuksia on tutkittu pitkään (Stervander ym., 2015). E erityisen kiinnostuneita on oltu eroista niiden höyhenpeitteissä (Martin, 1991), laulussa (Schottler 1993, 1995), morfologiassa ja

ekologiassa (Partridge & Pring-Mill, 1977; Grant, 1979; Carrascal ym., 1994). Esimerkiksi Schottlerin (1995) tutkimukset ovat osoittaneet, että lintujen laulussa on pieniä eroavaisuuksia saarten välillä ja joissakin tapauksissa erot ovat jopa niin suuret, että saarten populaatiot eivät enää reagoi toisten saarien populaatioiden lauluun (Stervander ym., 2015). Eri alalajit elävät myös hyvin erilaisissa habitaateissa. *C. t. ombriosus* ja *C. t. palmensis* elävät pääosin mäntymetsissä, *C. t. teneriffae* taas havu- ja lehtimetsissä ja *C.t. degener* on levittäytynyt tiheille lehtikuusi- ja pensasalueille (Kvist ym., 2005; Grant, 1979; Schottler, 1993).

Kun verrataan Kanariansaarilla ja Pohjois-Afrikassa eläviä sinitiaisia (*C. teneriffae*) Euroopan ja Aasian alalajiryhmään (*C. caeruleus*) huomataan, että kaikkien *C. teneriffae* ryhmän edustajien höyhenpeite on voimakkaampi väritykseltään kuin *C. caeruleus* ryhmän edustajien höyhenpeite (Kuva 2.). Lisäksi *C. teneriffae* ryhmän alalajeilla on selkeästi tummempi päälaki ja pään juovat, sekä vihertävän selkämyksen sijasta siniseen sävyyn vivahtavat siivet ja selkä *C. t. ombriosus* alalajia lukuun ottamatta (Kvist ym. 2005). Grant (1979) toteaa tutkimuksessaan eroavaisuuksia olevan myös lintujen morfologiassa. *C. teneriffae* ryhmällä siivet ovat lyhyet, ruumis pitkä ja nokka on verrattain kapeampi ja pidempi kuin muilla alalajeilla. Eroavaisuuksia löytyy myös lintujen laulussa Martensin (1996) mukaan.

4. Sukupuutto

Tässä kappaleessa käsitellään saarten lajien sukupuuttoon johtavia tekijöitä ja käydään läpi kuinka paljon Kanariansaarilla on sukupuuttoon kuolleita lintulajeja ja mitkä tekijät ovat syynä lajien häviämiseen. Lisäksi pohditaan fossiiliaineistojen merkitystä tutkittaessa sukupuuttoon kuolleita ja nykyisiä olemassa olevia lajeja, sekä niiden erilaisia vuorovaikutussuhteita.

Sukupuutto tarkoittaa jonkin lajin häviämistä alueelta lopullisesti ja se on luonnollinen sekä maailmanlaajuinen evolutiivinen prosessi. Voidaan kuitenkin todeta, että nykyisen sukupuuttoaalton kiihtymisen taustalla on ihminen. Ihmiset ovat vauhdittaneet toiminnallaan monien lajien häviämistä eri alueilta. (Stuart Chapin III ym., 2000). Erityisen hauraita sukupuutolle ovat lajit, jotka elävät saarilla, jotka ihminen on myöhemmin kolonisoanut (Blackburn ym., 2004). Fossiiliaineistot paljastavat monenlaisia elämän historiaan liittyviä asioita ja ilmiöitä. Niiden avulla voidaan esimerkiksi määrittää tietyn alueen lajistoa tai saada tietoa alueen sukupuutoista (Barnosky ym., 2004; Illera ym., 2012).

Kanariansaarten sukupuutoista on kerätty tietoa pleistoseeni- ja holoseenijaoilta. Radiohiilimittaukset sukupuuttoon kuolleiden lajien luista paljastavat, että Makaronesian lintujen monimuotoisuus on vähentynyt voimakkaasti ihmisen kolonisaation myötä, jo alkuperäisasukkaiden ajoilta lähtien. Kanariansaarten endeemisistä lajeista jopa kaksi kolmasosaa on kuollut sukupuuttoon ja n. 13 prosenttia Kanariansaarten alkuperäislinnustosta on hävinnyt kokonaan ihmisen toiminnan seurauksena (Illera ym. 2012). Erityisen herkkiä häviämiselle ja sukupuutolle ovat ne lajit, jotka ovat esimerkiksi lentokyvyttömiä tai ne ovat sopeutuneet vain tiettyihin elinympäristöihin ja ovat käyttämänsä ravinnon suhteen spesialisteja (Rando ym., 1999). Kanariansaarten sukupuuttoon kuolleista lintulajeista kaikki olivat maapesijöitä (Rando ym., 1999; Illera ym., 2016) ja myös suuri osa oli heikkoja lentäjiä tai jopa lentokyvyttömiä. Boyer (2008) on havainnut saman tutkimuksissaan Havaijilla. Hän toteaa, että maapesijät ovat suurimmassa sukupuuttovaarassa, mutta myös lentokyvyttömyys ja suurikokoisuus ovat sukupuutolle altistavia ominaisuuksia.

Ihminen on elänyt Kanariansaarilla jo n. 2 000 vuotta ja vaikuttanut toiminnallaan saarten lajistoon koko tämän ajan (Bravo ym., 1983; Meco, 1992; Rando ym., 1999). Moni endeeminen lintu- ja nisäkäslaji on joutunut metsästyksen kohteeksi. Lisäksi ihmiset ovat tuoneet mukanaan saarille mukanaan monia saarten lajistoon kuulumattomia eläimiä, kuten kissan, koiran ja hiiren. Näistä erityisesti kissa aiheuttaa ongelmia saarten lintupopulaatioissa. Kanariansaarilla on paljon vapaaksi päästettyjä kissoja, jotka metsästävät monia lintulajeja (Lopez and Lopez, 1992; Rando ym., 1999). Eurooppalaiset toivat mukanaan rotan ja raivasivat suuria alueita metsää maatalousalueiksi, siten pirstoten monien Kanariansaarten alkuperäisten eliölaajien elinympäristöjä (Rando ym., 1999). Monet Kanariansaarille ajautuneet vieraslajit voivat vaikuttaa alkuperäisten lajien populaatioihin sekä kilpailijoina että petoina.. Vielä ei tiedetä tarkasti näiden vieraslajien ja Kanariansaarten lintujen välisistä vuorovaikutussuhteista, mutta viimeaikaiset tutkimukset tuovat koko ajan lisää uutta tietoa. Siten saadaan myös mahdollisesti paremmin selville, miten hävinneiden lajien ekolokerot täyttyvät taas uusilla lajeilla. (Illera ym., 2016).

Fossiiliaineistosta voidaan nähdä ihmisen toiminnan vaikutusten lisäksi myös ekologisten prosessien, esimerkiksi lajien välisen vuorovaikutussuhteiden vaikutuksia populaatiokokoihin. Esimerkiksi, Rando ym. (1999) osoittivat tutkimuksessaan, että Kanariansaarten lentokyvyttömän sirkun (*Emberiza alcoveri*) populaatiokoon pienenemiseen Teneriffalla on täytynyt vaikuttaa voimakas saalistuspaine jo ennen ihmisten tuloa. Lisäksi uudempi Randon ym. (2010) tutkimus osoitti, että myös Makaronesian viherpeipot ovat ajautuneet sukupuuttoon ekologisten tapahtumien myötä. Nämä endeemiset viherpeipot ovat aikoinaan erilaistuneet voimakkaasti, minkä syynä oli kilpailu samalla alueella elävän peipon kanssa.

Jonkin lajin häviäminen alueelta voi vaikuttaa hyvin suuresti toisen lajin elinmahdollisuuksiin ja ajaa sen pahimmassa tapauksessa myös sen jopa sukupuuton partaalle. Linnut ovat vuorovaikutuksessa toisten lintujen, mutta myös muiden eliölaajien kanssa, kuten kaikki eliöt. Kun jokin laji häviää alueelta, ekosysteemi menettää tärkeitä vuorovaikutussuhteita. (Valiente-Banuet ym., 2015). Kanariansaarten tapauksessa hyvänä esimerkkinä on viherpeipon sukupuutto, jonka seurauksena muiden siemensyöjien monimuotoisuus on vähentynyt. Sukupuuttoon kuollut viherpeippolaji oli

erikoistunut isojen siementen syömiseen ja se oli nähtävillä linnun nokan muodossa. Nykyiset Kanariansaarten peippolajit eivät ole pystyneet täyttämään viherpeipon ekolokeroa niiden erilaisen nokan muodon takia. Tästä syystä monilla kasveilla, joilla on isot siemenet, voi olla ongelmia niiden lisääntymisessä (Rando ym., 2010). On silti mahdollista, että muut lajit, kuten nisäkkäät täyttävät nämä ekolokerot jossakin vaiheessa. Lisäksi fossiiliaineistot ovat todistaneet, että kolonisaatiotapahtumien avulla monien mutualististen interaktioiden häviäminen on hidastunut. (Illera ym., 2016).

Fossiiliaineiston kerääminen Kanariansaarilla jatkuu ja uusia sukupuuttoon kuolleita lajeja löydetään koko ajan lisää, siksi tarkkoja määriä sukupuuttoon kuolleista lajeista ei voida sanoa (Illera ym., 2016). Sukupuuttoon kuolleiden lajien tutkiminen on hyvin tärkeää, sillä niiden avulla voidaan ymmärtää paremmin myös alueen nykyisten lajien morfologista ja fenotyypistä variaatiota (Rando ym., 2010).

5. Yhteenveto

Kanariansaarilla on paljon endeemistä lajistoa, kuten saarille on tyypillistä. Endeemisiä lintulajeja on viisi ja lisäksi vain Kanariansaarilla tavattavia lintujen alalajeja on noin kolmekymmentä. Yksi hyvä esimerkki on Afrikan sinitiaainen (*Cyanistes teneriffae*), jonka alalajeja on tavattavissa nykyään kaikilla Kanariansaarten pääsaarista. Linnut ovat yleisesti helposti dispersoivia lajeja, joten on hyvin todennäköistä, että ne ovat kolonisoineet saaret useampaan kertaan ajan kuluessa. Kanariansaaret ovat suhteellisen lähellä mannerta, joten senkin puolesta lintujen kolonisaatio saarille on ollut helppoa. Välimeren alue ja Pohjois-Afrikka ovat yleisimmät kolonisaatioreittien lähdealueet, mutta levittäytymisiä on mahdollisesti tapahtunut myös kauempaa, kuten Itä-Afrikasta, Aasiasta tai jopa Australiasta. Tulkittaessa kolonisaatioreittejä Kanariansaarille, haasteeksi voi nousta sukupuutot saarten populaatioissa, takaisinkolonisaatiot ja saarten keskinäinen erilaistuminen evoluution myötä. Koska monien lintujen fylogeneettistä historiaa ei tiedetä tarkkaan, niiden levittäytymisreitteihin voi liittyä monia erilaisia tulkintoja. Kuitenkin ajoittamalla saarten muodostumisajankohdat, saadaan selville milloin eliöiden kolonisaatio saarille on ollut mahdollista. Se, että nähdäänkö Kanariansaaret kolonisaationieluina vai tapahtuuko myös takaisinkolonisaatiota mantereille, vaihtelee suuresti eri tulkinnoissa.

Kanariansaarten tutkimus tukee käsitystä siitä, että saaripopulaatioilla on alhaisempi geneettinen monimuotoisuus verrattuna mannerpopulaatioihin. Pieni populaatiokoko eristyneillä saarilla johtaa helposti evoluutionopeuden kasvuun. Populaatioissa alkaa tapahtua erilaistumista, koska ne eivät pääse olemaan yhteydessä toisten saarten tai mantereiden populaatioihin. Perustajanvaikutuksen seurauksena saarelle levittäytynyt populaatio on geneettisiltä ominaisuuksiltaan hyvin rajallinen verrattuna lähdepopulaatioon. Tämä aiheuttaa sen, että jotkin populaation ominaisuudet katoavat ja jotkin taas rikastuvat uudelle saarelle levittäytyneessä populaatiossa. Lajien geneettinen monimuotoisuus saarilla voi palautua tulomuuton ja erilaisten pistemutaatioiden seurauksena.

Kanariansaarten endeemisistä lajeista on kuollut sukupuuttoon noin kaksi kolmasosaa, ja ihmisen toiminnan seurauksena n. 13 prosenttia saarten alkuperäislinnustosta on hävinnyt

kokonaan. Lentokyvottomät, maapesijät ja elinympäristö- tai ravintospesialistit ovat suurimmassa vaarassa sukupuutolle. Esimerkiksi, Kanariansaarten sukupuuttoon kuolleista lintulajeista kaikki ovat olleet maapesijöitä. Sukupuuttoon johtavista tekijöistä ihmisen toiminnalla on ollut suuri vaikutus. Erilaiset ihmisen mukana tulleet vieraslajit vaikuttavat moniin Kanariansaarten alkuperäisiin ekologisiin interaktioihin ja lisäksi lisääntyneellä maataloudella ja metsästämisellä on omat vaikutuksensa. Elinympäristöissä voi tapahtua myös muutoksia, jotka eivät ole ihmisen aikaansaamia. Esimerkiksi populaatiokokojen muutokset voivat lisätä saalistuspainetta jollakin lajilla, tai pienenevät resurssit voivat johtaa syrjäyttävään kilpailuun kahden lajin välillä. Yhden lajin sukupuutto voi kiihdyttää toisten lajien häviämistä, kun tietyt tärkeät vuorovaikutussuhteet katkeavat.

Fossiiliaineistot paljastavat monenlaisia elämän historiaan liittyviä asioita ja ilmiöitä. Niiden avulla voidaan määrittää alueen lajistoa tai saada tietoa sukupuutoista alueella. Lisäksi fossiiliaineisto antaa käsityksen alueen ekologisista vuorovaikutussuhteista, ja siten voidaan selvittää eri lajien häviämisen syitä. Kanariansaarilla näiden fossiiliaineistojen keruu jatkuu ja koko ajan saadaan todenmukaisempi kuva siitä, kuinka paljon sukupuuttoon kuolleita lajeja saarilla on ja kuinka suuri vaikutus ihmisen kolonisaatiolla saarille on ollut näiden lajien sukupuuttoihin.

6. Lähdeluettelo

- Agudo, R.; Carrete, M.; Alcaide, M.; Rico, C.; Hiraldo, F.; Donzar, J.A. 2012. Genetic diversity at neutral and adaptive loci determines individual fitness in a long-lived territorial bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**:3241-3249.
- Barnosky, A.D.; Koch, P.L.; Feranec, R.S.; Wing, S.L.; Shabel, A.B. 2004. Assessing the causes of late pleistocene extinctions on the continents. *Science* **306**:70-75.
- Bellemain, E. and Ricklefs, R.E. 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology & Evolution* **23**:461-468.
- Blackburn, T.M.; Cassey, P.; Duncan, R.P.; Evans, K.L.; Gaston, K.J. 2004. Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* **305**:1955-1958.
- Boyer, A.G. 2008. Extinction patterns in the avifauna of the Hawaiian islands. *Diversity & Distributions* **14**:509-517.
- Bravo, T., M. Baez, ja J. E Navarro. 1983. Canarias, origen y poblamiento. Circulo de Estudios Sociales de Canarias, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife, Islas Canarias.
- Carracedo, J.C. and Perez-Torrado, F.J. 2013. Geological and geodynamic context of the teide volcanic complex. In: Teide volcano. Carracedo, J.C. and Troll, V.R., editors. Springer Berlin Heidelberg. 23-36.
- Carrascal, L.M.; Moreno, E.; Valido, A. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) - a test of convergence and ecomorphological hypotheses. *Evol Ecol* **8**:25-35.
- Chapin III, F.S.; Zavaleta, E.S.; Eviner, V.T.; Naylor, R.L.; Vitousek, P.M.; Reynolds, H.L. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**:234-242.
- Clegg, S. 2009. Evolutionary changes following island colonization in birds. In: The theory of island biogeography revisited. 293-325.

- Dietzen, C.; Garcia-del-Rey, E.; Castro, G.D.; Wink, M. 2008. Phylogeography of the blue tit (*Parus teneriffae*-group) on the Canary Islands based on mitochondrial DNA sequence data and morphometrics. *J Ornithol* **149**:1-12.
- Filardi, C.E. and Moyle, R.G. 2005. Single origin of a pan-Pacific bird group and upstream colonization of Australasia. *Nature* **438**:216-219.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* **78**:311-327.
- Gohli, J.; Leder, E.H.; Garcia-del-Rey, E.; Johannessen, L.E.; Johnsen, A.; Laskemoen, T. 2015. The evolutionary history of Afrocanarian blue tits inferred from genomewide SNPs. *Mol Ecol* **24**:180-191.
- Grant, B. R. ja Grant, P. R. 2010. Songs of Darwin's finches diverge when a new species enters the community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:20156-20163.
- Grant, P.R. 1979. Ecological and morphological variation of Canary Island blue tits, *Parus caeruleus* (Aves: Paridae). *Biol J Linn Soc* **11**:103-129.
- Hartl, D. and Clark, A. 1998. Principles of population genetics. Sunderland: Sinauer Associates.
- Illera, J.C.; Koivula, K.; Broggi, J.; Päckert, M.; Martens, J.; Kvist, L. 2011. A multi-gene approach reveals a complex evolutionary history in the *Cyanistes* species group. *Molecular Ecology* **20**:4123-4139.
- Illera, J.C.; Palmero, A.M.; Laiolo, P.; Rodriguez, F.; Moreno, A.C.; Navascus, M. 2014. Genetic, morphological, and acoustic evidence reveals lack of diversification in the colonization process in an island bird. *Evolution* **68**:2259-2274.
- Illera, J.C.; Rando, J.C.; Richardson, D.S.; Emerson, B.C. 2012. Age, origins and extinctions of the avifauna of Macaronesia: A synthesis of phylogenetic and fossil information. *Quat Sci Rev* **50**:14-22.

- Illera, J.C.; Spurgin, L.G.; Rodriguez-Exposito, E.; Nogales, M.; Rando, J.C. 2016. What are We Learning about Speciation and Extinction from the Canary Islands? *Ardeola* **63**:5-23.
- Juan, C.; Emerson, B.C.; Orom, P.; Hewitt, G.M. 2000. Colonization and diversification: Towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends Ecol Evol* **15**:104-109.
- Kvist, L.; Broggi, J.; Illera, J.C.; Koivula, K. 2005. Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands. *Mol Phylogenet Evol* **34**:501-511.
- Larrasoaña, J.C.; Roberts, A.P.; Rohling, E.J.; Winklhofer, M.; Wehausen, R. 2003. Three million years of monsoon variability over the northern Sahara. *Climate Dynamics* **21**:689-698.
- Larrasoaña, J.C.; Roberts, A.P.; Rohling, E.J. 2013. Dynamics of green Sahara periods and their role in hominin evolution. *PloS one* **8**:e76514.
- Lopez, L. E. ja Lopez, N. 1992. Presencia de la rata gigante'extinguida de Gran Canaria (*Canariomys tumarani*) en una cueva de habitaci6n aborigen. *El Museo Canario* **48**: 19-22.
- Martens, J. 1996. Vocalizations and speciation of Palearctic birds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 221-240.
- Martin, J.L. 1991. Patterns and significance of geographical variation in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* **108**:820-832
- Meco, J. 1992. Los ovicaprin0s de Villaverde. Disefio paleontoldgico y marco paleoambiental. Estudios Prehispanicos 2. Direction General de Patrimonio Histbrico, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife, Islas Canarias.
- Medail, F. and Quezel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conserv Biol* **13**:1510-1513.

- Partridge, L. and Pring-Mill, F. 1977. Canary Island Blue Tits and English Coal Tits: Convergent Evolution? *Evolution* **31**:657-665.
- Päckert, M.; Martens, J.; Hering, J.; Kvist, L.; Illera, J.C. 2013. Return flight to the Canary Islands - The key role of peripheral populations of Afrocanarian blue tits (Aves: Cyanistes teneriffae) in multi-gene reconstructions of colonization pathways. *Mol Phylogenet Evol* **67**:458-467.
- Rando, J.C.; Lpez, M.; Segú, B. 1999. A new species of extinct flightless passerine (Emberizidae: Emberiza) from the Canary Islands. *Condor* **101**:1-13.
- Rando, J.C.; Alcover, J.A.; Illera, J.C. 2010. Disentangling Ancient Interactions: A New Extinct Passerine Provides Insights on Character Displacement among Extinct and Extant Island Finches. *PLoS ONE* **5**:1-11.
- Richardson, D.M. and Pyek, P. 2007. Elton, C.S. 1958: The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. *Prog Phys Geogr* **31**:659-666.
- Rumeu, B., Vargas, P., Jaén-Molina, R., Nogales, M., & Caujapé-Castells, J. 2014. Phylogeography and genetic structure of the threatened Canarian *Juniperus cedrus* (Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **175**(3): 376-394.
- Sanmartín, I. and Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Syst Biol* **53**:216-243.
- SCHOTTLER, B. 1993. Canary Islands blue tits (*Parus caeruleus* ssp.)-differences and variation in territorial song: preliminary results. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, (Suppl 2): 273-277.
- Schottler, B. 1995. Songs of Blue Tits *Parus Caeruleus Palmensis* from La Palma (canary Islands)—a Test of Hypotheses. *Bioacoustics* **6**:135-152.
- Stervander, M.; Illera, J.C.; Kvist, L.; Barbosa, P.; Keehnen, N.P.; Pruijscher, P.; Bensch, S.; Hansson B. 2015. Disentangling the complex evolutionary history of the Western Palearctic blue tits (*Cyanistes* spp.) - Phylogenomic analyses suggest radiation by multiple colonization events and subsequent isolation. *Mol Ecol* **24**:2477-2494.

Valiente-Banuet, A.; Aizen, M.A.; Alcántara, J.M.; Arroyo, J.; Cocucci, A.; Galetti, M. 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct Ecol* **29**:299-307.

Woolfit, M.; Bromham, L. 2005. Population size and molecular evolution on islands. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272.1578: 2277-2282.