





# Especiación de las aves de Canarias

**Historias evolutivas de las aves:  
el mosquitero canario**

Avian speciation in the Canary Islands.  
Evolutionary histories of the Canarian  
birds: the Canarian Chiffchaff

Understanding the origin and age of avian colonisation in oceanic islands has fascinated biologists and naturalists since the eighteenth century. The aim of the present article is to summarise the main findings obtained after studying the evolutionary histories of the Canarian birds. Phylogenetic analyses have supported the close relationships between the Canarian and European-African avifaunas. Despite the age of some islands (20 million years old), most extant birds appear to have colonised the Canary Islands recently, within the last three million years, and using multiple pathways. In addition, it is common that the same species has colonised the islands in several and independent events. I will finish my paper showing the recent results obtained on the diversification and demography of the Canary Islands Chiffchaff. These findings provide a scenario of incipient differentiation and underscore the role of Gran Canaria driving speciation in the Canary Islands.

JUAN CARLOS ILLERA



#### ENDÉMICA PERO COMÚN

El mosquitero canario *Phylloscopus canariensis* se distribuye en la actualidad por las islas centrales y occidentales, y es una de las especies de aves terrestres más abundantes de Canarias.

Foto y foto primera página |  
José Juan Hernández

CONOCER CUÁNDO Y POR DÓNDE HAN COLONIZADO las aves las islas oceánicas, así como los mecanismos que han dado lugar a formas insulares tan singulares, ha fascinado a los naturalistas y biólogos de todo el mundo desde el siglo XVIII. El objetivo de este trabajo es presentar de manera resumida las principales ideas e interpretaciones que pueden extraerse de los estudios realizados sobre historias evolutivas de las aves en Canarias. Los estudios publicados hasta la fecha sugieren una gran variedad de eventos colonizadores, tanto en rutas como en edades de colonización, estos episodios, además, son recurrentes. Es decir, no hay oleadas únicas de colonización, sino que una misma especie ha colonizado en diferentes ventanas temporales las islas Canarias. Terminaré presentando los resultados de un trabajo publicado recientemente sobre los mosquiteros canarios, en el cual se muestra un proceso incipiente de especiación en la isla de Gran Canaria.

Todos los canarios sabemos de la rica y excepcional biodiversidad que albergan nuestras islas. Es una idea que nos transmiten y repiten de manera constante desde cualquier ámbito educativo, en los medios de comunicación, o incluso desde la esfera política (siempre y cuando ello no interfiera con sus intereses económicos, claro). Y lo cierto es que es una idea que se basa en datos objetivos, ya que alrededor del 30% de las especies (marinas y terrestres) son endémicas, es decir, exclusivas de Canarias. Lo que ya no conoce tanta gente es desde dónde partieron, cómo se diferenciaron y cuándo llegaron todas esas especies a las islas. El objetivo de este artículo es sintetizar los principales resultados, con sus consiguientes interpretaciones, que se han obtenido desde finales del siglo XX hasta nuestras fechas con respecto al grupo de las aves.

Si bien plantas e invertebrados terrestres también han suscitado el interés científico en las últimas dos décadas, las aves representan el grupo más numeroso en especies de los vertebrados terrestres que viven en Canarias. Además, algunas de las historias más extraordinarias contadas sobre colonización y especiación en Canarias tienen como protagonistas a las aves. Finalmente, presentaré los hallazgos más recientes que se han publicado

acerca de una de las especies más conocidas y abundantes de Canarias: el mosquitero canario *Phylloscopus canariensis*, ampliamente distribuida por las islas centrales y occidentales, y de la que también sabemos que habitó las islas orientales hasta el siglo XX<sup>[1]</sup>.

Las Canarias son islas oceánicas, lo que significa que han surgido de las profundidades marinas sin haber tenido contacto con los medios continentales. Seguramente no mucha gente conozca que la formación volcánica submarina del archipiélago se inició, probablemente, en el Cretácico superior, hace entre 80 y 70 millones de años. Esto quiere decir que antes de que los dinosaurios se hubieran extinguido de la faz de la Tierra, Canarias ya estaba despegando del lecho marino. Sin embargo, este proceso sería lento y la aparición en superficie de las primeras rocas no ocurriría hasta el Mioceno (hace unos 20 millones de años), con el ascenso la isla de Fuerteventura. La secuencia de formación del resto de las islas es bien conocida, con una dirección de aparición de este a oeste, siendo la isla de El Hierro la más joven (hasta el momento), con un millón de años. Además, la situación de Canarias es muy próxima al continente africano, ya que Fuerteventura se levanta a



menos de 100 km de la costa continental africana. Por tanto, se podría pensar que las especies que habitan el archipiélago tienen un origen antiguo, acorde con la edad geológica de las islas, y que incluso la mayoría deben de proceder del cercano continente africano. Asimismo, hoy está muy bien documentado que la Tierra ha experimentado diversos periodos glaciales a lo largo de su historia, lo cual propició que los océanos cubrieran de agua más o menos superficie de corteza terrestre dependiendo de si era un periodo cálido o frío. Una consecuencia directa de esto fue el acercamiento o alejamiento de las islas oceánicas de las masas continentales cercanas, o incluso la conexión entre islas cuando la profundidad que las separaba era menor que el nivel de agua descendido. La última gran glaciación ocurrió al final del Pleistoceno (hace unos 20 000 años), lo cual provocó que buena parte del hemisferio norte se cubriera con una capa de hielo permanente durante varios miles de años. Este enfriamiento planetario generalizado fa-

#### ENDEMISMO CANARIO

El mosquitero canario *Phylloscopus canariensis* es una de las seis especies endémicas de Canarias.

A pesar de ser un ave muy abundante en Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma y El Hierro; también habitó las islas de Lanzarote y Fuerteventura, donde se describió como una subespecie endémica (*P. c. exsul*). Por desgracia, se debió de extinguir durante la primera mitad del siglo XX.

Foto | José Juan Hernández

voreció la retirada de grandes masas de agua de los océanos; de hecho, se estima que el nivel disminuyó unos 130 m de media. En el caso particular de Canarias, este periodo frío posibilitó que Fuerteventura se llegara a situar a tan solo unos 60 km de distancia del continente africano y que todas las islas orientales llegaran a conectarse formando una gran isla, la cual ha sido bautizada como Mahan<sup>[2]</sup>.

Hoy en día sabemos que estos eventos climáticos tuvieron consecuencias significativas al menos para la flora canaria y propiciaron la extinción y recolonización de numerosos taxones vegetales en las islas orientales<sup>[3]</sup>. La colonización de los organismos animales terrestres menos móviles sigue, en general, un patrón de ocupación de este a oeste (es decir, de las islas más antiguas y cercanas al continente a las más modernas y alejadas), siendo algunos de estos eventos casi coincidentes con la emersión de las islas, como es el caso, por ejemplo, de los lagartos canarios<sup>[4]</sup>.

## ¿Y qué sabemos de las aves?

La avifauna canaria está compuesta por alrededor de 90 especies nidificantes, si bien algunas, como la tórtola europea *Streptopelia turtur*, solo llegan a Canarias para reproducirse y, por tanto, solo pasan aquí unos pocos meses. Asimismo, sabemos que otras especies invernan de manera regular en Canarias, como el zarapito trinador *Numenius phaeopus* o el mirlo capiblanco *Turdus torquatus*. Esta última especie es de especial



interés por su interacción con los cedros canarios *Juniperus cedrus*, puesto que su alimentación se basa casi en exclusiva en los frutos de este endemismo canario para el que actúa como un dispersor muy eficiente, al menos en el parque nacional del Teide<sup>[5]</sup>, donde puede pasar casi la mitad del año (David P. Pádua, com. pers.).

No obstante, el interés de los científicos ha estado dedicado a comprender las historias evolutivas de las especies reproductoras y sedentarias del archipiélago, entre otras cosas por las visibles

### HERRERILLO CANARIO

*Cyanistes teneriffae* tiene una historia de colonización y especiación en Canarias de lo más sorprendente. Los herrerillos que podemos ver hoy en Canarias son el resultado de tres eventos de colonización independientes<sup>[8]</sup>.

Foto | José Juan Hernández

diferencias fenotípicas (por ejemplo, en la coloración del plumaje o en el canto) de los individuos insulares en comparación con sus poblaciones hermanas continentales.

En las últimas dos décadas se han publicado una pléthora de estudios centrados en entender la historia evolutiva de las aves canarias. Para ello, los investigadores han usado desde unos pocos genes hasta el análisis del genoma completo de las especies objetivo, aunque también se han complementado con características morfológicas, de coloración del plumaje o acústicas. Los resultados obtenidos han mostrado algunas historias asombrosas con múltiples rutas de colonización y también con una gran variabilidad en la diferenciación de las poblaciones insulares<sup>[6-7]</sup>. Una de estas historias, la protagonizada por los herrerillos canarios *Cyanistes teneriffae*, ya tuve el placer de contarla en un artículo publicado en el número anterior de esta misma revista<sup>[8]</sup>.

Otras especies no desmerecen tampoco la increíble colonización de los herrerillos canarios. Así, por ejemplo, los pinzones vulgares canarios *Fringilla [coelebs] canariensis* derivan de una colonización proveniente de la isla de Madeira, los cuales a su vez proceden de poblaciones de Azores. Es decir, que los pinzones vulgares colonizaron primero ¡las islas de Azores!, un archipiélago oceánico situado a unos 1300 km de distancia del continente europeo, antes que las islas Canarias, que se sitúan a menos de 100 km de África y donde también hay pinzones vulgares.

Otro caso sorprendente es el protagonizado por los reyezuelos sencillos *Regulus regulus*. Esta especie está presente en las islas centrales (excepto Gran Canaria) y occidentales, por tanto, está también ausente de Fuerteventura, Lanzarote y La Graciosa. Hasta el año 2006 se pensaba que todas las poblaciones canarias pertenecían al mismo taxón, *R. r. teneriffae*, sin embargo, ese año Päckert y otros<sup>[9]</sup> publicaron un detallado e interesante trabajo donde

estudiaban diferentes características fenotípicas y genéticas de estas poblaciones. Estos autores concluyeron que, en realidad, las poblaciones canarias se podían asignar a dos taxones o subespecies diferentes, que procedían de dos eventos colonizadores independientes. Un primer episodio dio lugar a las poblaciones de Tenerife y La Gomera (*R. r. teneriffae*), el cual tuvo lugar hace aproximadamente 2 millones de años, y un segundo evento aconteció hace 1,8 millones de años propiciando la diferenciación de las poblaciones de La Palma y El Hierro en un nuevo taxón (*R. r. ellenthalerae*). Lo increíble de esta historia es que las dos oleadas de colonización partieron desde la península ibérica, es decir, que a pesar de que los reyezuelos estaban ya asentados en Tenerife y La Gomera, los reyezuelos palmeros y herreños ¡llegaron otra vez desde la península!

No obstante, también tenemos ejemplos de colonizaciones «lógicas», es decir, provenientes del continente africano, como los documentados en los alcaudones canarios *Lanius meridionalis koenigi* o los camachuelos trompeteros *Bucanetes githagineus amantum*<sup>[10-11]</sup>. Además, en contra de lo que ha ocurrido en otros archipiélagos oceánicos como Galápagos o Hawái, las colonizaciones no son eventos únicos, sino que parecen episodios recurrentes que han tenido lugar en diferentes ventanas temporales desde la emersión de las islas macaronésicas en general y de las islas Canarias en particular. Un ejemplo lo encontramos en los petirrojos *Eritha-*

Después de dos décadas de estudios, los resultados obtenidos han mostrado algunas historias asombrosas con múltiples rutas de colonización y también con una gran variabilidad en la diferenciación de las poblaciones insulares.



*cus rubecula*, especie que tuvo una primera oleada de colonización hace más de 2 millones de años y que dio lugar a las poblaciones (y subespecies endémicas) de Tenerife y Gran Canaria. Otro evento colonizador independiente mucho más reciente (hace unos 750000 años) supuso la ocupación del resto de islas Canarias occidentales más los archipiélagos de Madeira y Azores<sup>[12]</sup>. Un caso bien documentado fue el protagonizado por los herrerillos canarios, especie que ha colonizado tres veces de manera independiente las islas Canarias y cuya historia evolutiva supuso todo un reto de comprensión por su complejidad<sup>[8]</sup>. Esta idea de las colonizaciones periódicas está bien apoyada además en el registro fósil, ya que se han encontrado restos atribuibles a géneros presentes hoy en día en Macaronesia como *Erithacus*, *Turdus* o *Fringilla*<sup>[6-7,13]</sup>, los cuales es muy probable que se describan como nuevas especies extintas en un futuro no muy lejano.

Por tanto, a modo de síntesis de lo expuesto hasta ahora, podemos concluir que no es posible inferir un patrón único de llegada de las aves a Canarias, con las especies alcanzando el archipiélago desde puntos de partida geográficamente disyuntos. Sin duda, el desarrollo de futuros estudios

### EN DIFERENTES OLEADAS

Los reyezuelos sencillos *Regulus regulus* han protagonizado unos de los episodios más fascinantes de colonización de las islas Canarias, con dos oleadas independientes provenientes de la península ibérica<sup>[9]</sup>.

Foto | Beneharo Rodríguez



### DIETA VARIADA

El mosquitero canario es una especie que, si bien es considerada insectívora, puede consumir frutos y néctar de muchas especies de plantas tanto nativas como introducidas. Su condición de consumidor de néctar le hace ser una especie muy importante en el proceso de polinización de estas plantas.

Foto | José Juan Hernández

que nos ayuden a comprender con detalle el clima de los medios continentales cercanos será fundamental para poder explicar las causas últimas que propiciaron la llegada de las especies de aves a Canarias, así como el momento en que llegaron.

## ¿Y qué podemos decir sobre la edad de colonización?

Llegados a este punto, los lectores podrían pensar que es imposible conocer la edad de colonización de las aves, porque no había ningún ser humano presente en el momento en que llegaron las especies a Canarias para documentar estos episodios. Sin embargo, todavía es posible obtener una conclusión acerca de ese momento a través de la exploración de sus genomas y del análisis de los cambios acumulados en sus genes con el tiempo.

El proceso de deducción de la edad de colonización es un ejercicio fascinante que nos permite viajar al pasado. Sería como si pudiéramos usar el anacronópepe (una máquina para viajar a través del tiempo) de Enrique Gaspar para ver lo que ocurrió atrás en el tiempo. Debido a la gran capacidad de desplazamiento que tienen las aves, *a priori* podríamos pensar que llegaron en fechas tan antiguas como las de la formación de las islas donde habitan. Sin embargo, por lo que sabemos a día de hoy, es más razonable afirmar

que las especies de aves actuales (incluidas las endémicas) colonizaron las islas Canarias en un periodo relativamente reciente (geológicamente hablando, claro). Así, la mayor parte de ellas han arribado en los últimos 3 millones de años y muchas en el último millón de años<sup>[6-14]</sup>. Este dato contrasta con la colonización mucho más antigua tanto de lagartos, lisas y perenquenes en Canarias, si bien es similar a la edad estimada para la llegada de los mamíferos<sup>[6]</sup>. ¿Significa esto entonces que apenas había aves en Canarias antes de 3 millones de años? En absoluto, es probable que sí

La mayor parte de las aves canarias arribaron a las islas en los últimos 3 millones de años.

hubiera comunidades aviares ricas y diversas en aquellas islas que ya estuvieran emergidas, pero que se extinguieran tras la llegada de los humanos, primero los aborígenes (hace unos 2000 años) y, de manera más dramática, después de la conquista europea (siglos XIV-XV), al favorecer la destrucción de hábitats e introducir especies invasoras como ratas, ratones, conejos, cabras y gatos, las cuales habrían causado la extinción de muchas especies endémicas<sup>[7]</sup>. La extinción de especies es, por desgracia, un dato

que confirma el registro fósil estudiado en Macaronesia, y los lectores interesados podrán descubrir (con tristeza) la excepcional biodiversidad perdida desde la llegada del ser humano a las islas en un interesante artículo publicado en este mismo número de *inDiferente*<sup>[15]</sup>. Futuros estudios de ADN antiguo que se centren en las especies extintas podrán confirmar o refutar esta hipótesis sobre las colonizaciones antiguas de estas avifaunas ya desaparecidas.

Así pues, parece que las especies que viven hoy en Canarias son solo aquellas que resistieron y se adaptaron a los nuevos tiempos de destrucción, impulsados por los cuatro jinetes del Apocalipsis que identifica el científico Jared Diamond<sup>[16]</sup>: la destrucción de hábitats, la introducción de especies, la caza excesiva y la extinción de especies clave. En definitiva, las aves actuales son las supervivientes de un escenario que hasta hace poco más de 2000 años era muchísimo más rico y diverso en especies y estrategias vitales.

## Diferenciación de las aves canarias: el caso del mosquitero canario

Hasta ahora me he dedicado a introducir ideas generales sobre las rutas de colonización y los tiempos de llegada de las aves a Canarias. Sin embargo, todavía no he explicado cómo llegan a diferenciarse. En este sentido, podría pensarse que el aislamiento reproductor entre poblaciones es indispensable para su diferenciación con el tiempo. Esta idea intuitiva se confirma en multitud de especies canarias como los herrerillos, los pinzones o los alcaudones, cuyas poblaciones se diferenciaron (en mayor o menor medida) en aislamiento reproductor de sus vecinos más próximos. Sin embargo, no siempre es condición *sine qua non* el experimentar aislamiento reproductor para que dos poblaciones se puedan diferenciar. De hecho, sabemos que las curru-

cas tomilleras *Sylvia conspicillata* y los capirotos *Sylvia atricapilla* se están diferenciando después de haber intercambiado, o incluso estar todavía intercambiando, genes con poblaciones continentales<sup>[17-18]</sup>.

En las últimas dos décadas han proliferado numerosos estudios que analizan la estructura genética y fenotípica de las especies canarias. Gracias a estas aproximaciones integrativas —es decir, aproximaciones que usan diferentes características para estudiar cómo de similares o diferentes son las poblaciones—, hemos podido detectar algunas especies con un grado de divergencia muy alto pero que habían pasado desapercibidas para los ornitólogos debido a que su aspecto externo era muy parecido entre ellas. Este tipo de diferenciación «silenciosa» se denomina *especiación críptica*. Este resultado es especialmente importante desde el punto de vista de la conservación, puesto que implica que estas poblaciones deberían gestionarse (y conservarse) de manera independiente a las ya reconocidas. De hecho, algunas ya se han propuesto como nuevas subespecies o especies, como el pinzón azul de Gran Canaria *Fringilla polatzeki*<sup>[19]</sup>, los reyezuelos de La Palma y El Hierro<sup>[9]</sup>, el petirrojo de Gran Canaria *Erithacus rubecula marionae*<sup>[20]</sup>, el herrerillo de Gran Canaria<sup>[21]</sup> o el pinzón vulgar de Gran Canaria *Fringilla coelebs bakeri*<sup>[22]</sup>.

Resulta interesante el caso de la isla de Gran Canaria, ya que muchos de los nuevos taxones descritos son exclusivos de esta isla, lo cual le confiere un papel muy destacado en los procesos de diferenciación de las comunidades aviares en Canarias. Esta circunstancia, que había pasado desapercibida hasta fechas muy recientes, podría estar motivada por varios factores no excluyentes entre sí, como por ejemplo: la antigüedad (14 millones de años), lo cual proporciona a las especies que han llegado



### LA TAXONOMÍA CLÁSICA A VECES NO TIENE EL RESPALDO DE LOS DATOS

Arriba, macho de curruca tomillera *Sylvia conspicillata*.

Un reciente estudio ha puesto de manifiesto que en Canarias se pueden reconocer dos grupos con un proceso de diferenciación muy incipiente. Uno de ellos estaría conformado por la isla de Gran Canaria más dos islas de Cabo Verde, mientras que el otro estaría comprendido por el resto de las islas macaronésicas y las zonas continentales cercanas<sup>[7]</sup>.

Esta agrupación contrasta con la descripción taxonómica clásica que junta a todas las poblaciones de Madeira, Canarias y Cabo Verde en una sola subespecie (*S. c. orbitalis*).

Abajo, macho de capirote *Sylvia atricapilla*. Esta especie colonizó las islas Canarias hace unos 30 000 años<sup>[18]</sup>.

Fotos | Nicolás Trujillo y Beneharo Rodríguez



tiempo para diferenciarse; su extensa superficie (1560km<sup>2</sup>), que posibilita albergar grandes contingentes poblacionales que les permitirían sobreponerse a eventos catastróficos aleatorios; la cercanía al continente africano (216km), que facilita la llegada de las especies continentales; y también el acoger una gran heterogeneidad de hábitats, que propicia la especialización en la explotación de los recursos tróficos y favorece la diferenciación poblacional con el tiempo.

## ¿Y qué sabemos de los endemismos canarios?

Al inicio de este artículo introduje la idea de que las islas Canarias se caracterizan por albergar una excepcional biodiversidad con multitud de taxones endémicos, y las aves no son una excepción. En la actualidad se reconocen hasta seis especies endémicas: las palomas turquí *Columba bollii* y rabiche *C. junoniae*, la tarabilla canaria *Saxicola dacotiae*, los pinzones azules de Tenerife *Fringilla teydea* y de Gran Canaria *F. polatzeki* y el mosquitero canario. Sin embargo, la información disponible sobre la estructura genética que mantienen estas especies dentro del archipiélago es muy limitada. De las dos palomas endémicas no tenemos información sobre cómo de estructuradas genéticamente están las poblaciones canarias, es decir, desconocemos si se encuentran aisladas reproductivamente entre sí o si, por el contrario, hay un flujo genético regular entre ellas. Con el pinzón azul, los resultados obtenidos a través de una aproximación integrativa sí que han permitido separar a las dos poblaciones de Tenerife y Gran Canaria (antaoño subespecies) en dos especies de pleno derecho<sup>[19]</sup>. La tarabilla canaria es endémica de la isla de Fuerteventura, por lo que, a lo sumo, podríamos detectar si algunas poblaciones dentro de la propia isla se estuvieran aislando reproductivamente de otras poblaciones cercanas, pero tam-

poco sabemos si esto está ocurriendo. Por último, tenemos al mosquitero canario, sobre el cual no teníamos información alguna hasta este año, cuando hemos publicado un artículo en la revista científica *Ardeola* en el que dábamos a conocer los detalles de su historia evolutiva<sup>[23]</sup>. A continuación, mi intención es sintetizar los principales resultados obtenidos, los cuales nos ayudarán a entender por qué esta es una de las especies de aves terrestres más abundantes de Canarias.

Como ya he comentado, el mosquitero canario forma parte del exclusivo grupo de aves endémicas de Canarias y es, junto con el bisbita caminero *Anthus berthelotii*, la especie de ave terrestre más abundante de Canarias. Si bien su distribución actual se limita a las islas centrales y occidentales, sabemos que habitó también las islas orientales de Fuerteventura y Lanzarote, población que fue considerada una subespecie distinta *P. c. exsul*. Estoy convencido de que la mayor parte de nuestros lectores han visto a esta ave, a pesar de su reducido tamaño (menos de 9 g de peso) y comportamiento inquieto, porque es posible verlo en nuestros montes y también en zonas de cultivo, en pueblos y ciudades, en huertos y zonas ajardinadas con cierta cobertura de vegetación<sup>[1]</sup>. El mosquitero es un ave insectívora, aunque puede consumir fru-

### LA RUTA LÓGICA

El alcaudón canario colonizó las islas Canarias desde el cercano continente africano, y está experimentando un proceso de diferenciación de sus poblaciones insulares muy incipiente.

Foto | José Juan Hernández



tos y néctar de diferentes flores, lo que le confiere un papel muy importante como polinizador de algunas especies de plantas endémicas canarias, como la higuera *Navaea phoenicea*<sup>[24]</sup>

El mosquitero presenta dimorfismo sexual (los machos son más grandes que las hembras), con una diferencia de tamaño sutil y muy difícil de detectar a simple vista<sup>[25]</sup>. La especie presenta una valencia ecológica amplia, ya que es posible encontrarla desde zonas de costa hasta la alta montaña, pasando por núcleos urbanos, si bien requiere de un mínimo desarrollo arbustivo o arbóreo. No existe una estimación fiable de su población, aunque, si atendemos a las altas densidades informadas en las islas donde se distribuye, su tamaño poblacional podría estar muy por encima de los 200 000 efectivos.

### POLINIZADOR CLAVE

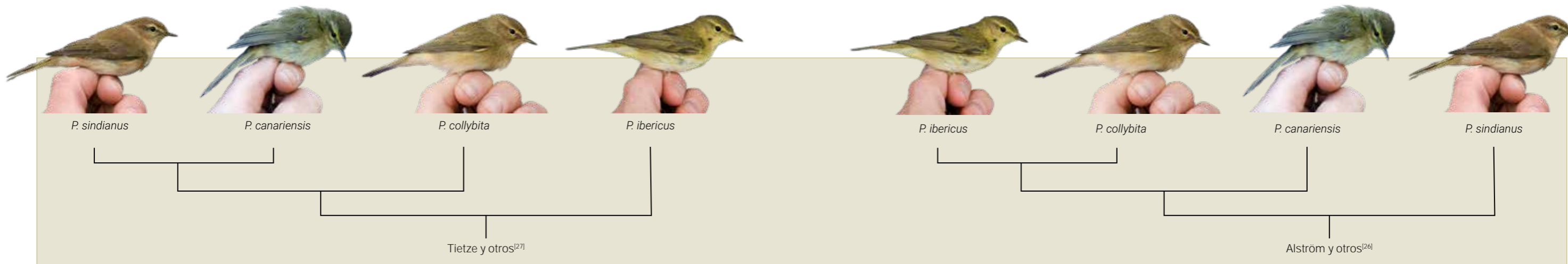
El mosquitero canario actúa como un polinizador muy eficiente de varias especies de plantas endémicas canarias como la higuera *Navaea phoenicea*.

Foto | José Juan Hernández

A pesar de que las relaciones filogenéticas (o de parentesco) entre las diferentes especies de mosquiteros se han abordado ya en varios estudios, todavía no está bien resuelto cuál es la especie hermana del mosquitero canario, es decir, la especie de mosquitero con la que comparte un ancestro común. Con todo, sí podemos decir que este ancestro común saldría de un grupo conformado por los mosquiteros comunes *P. collybita*, los ibéricos *P. ibericus* y los montanos *P. sindianus*<sup>[26-27]</sup>. De lo que sí tenemos más certidumbre es de su edad de colonización, evento que se habría producido durante el Pleistoceno temprano (hace unos 2,28 millones de años), aunque esta edad hay que tomarla con cautela hasta que no se estudien las poblaciones extintas de las islas orientales, que podrían hacer variar esta fecha.

¿Y desde dónde habría colonizado las islas Canarias? Lo cierto es que no lo sabemos. Al no conocer cuál es la especie de mosquitero más cercana filogenéticamente al canario, resulta muy arriesgado responder esta pregunta. Si atendemos a su ausencia del cercano archipiélago de Madeira, nos quedarían dos posibles opciones: 1) una colonización directa desde la península ibérica, tal y como se ha documentado en otras especies como los reyezuelos, o 2) una llegada procedente del cercano continente africano. Será imprescindible un estudio futuro que incorpore un análisis exhaustivo de su genoma, así como de la inclusión de las poblaciones extintas de las islas orientales, para arrojar luz sobre esta cuestión.

Sea como fuere, con estos precedentes nos planteamos estudiar la estructura genética de esta ave en todo su rango de distribución actual, ya que, como he comentado antes, el principal objetivo en el campo de la biología de la conservación es proteger la mayor variabilidad posible (incluida la genética) de los seres vivos. Sobre la base de la homogeneidad taxonómica y de coloración del plumaje de todas las poblaciones vivas de mosquitero canario, no esperábamos encontrar una estructura genética



### FILOGENIA DEL MOSQUITERO CANARIO

Las relaciones de parentesco de las diferentes especies de mosquiteros del mundo han sido estudiadas en diferentes ocasiones<sup>[26-27]</sup>. Sin embargo, no existe consenso acerca de cuál sería la especie hermana del mosquitero canario. Según Tietze y otros<sup>[27]</sup>, el mosquitero más próximo sería el mosquitero montano (de distribución caucásica), mientras que para Alström y otros<sup>[26]</sup> el mosquitero más relacionado con el canario sería el ancestro que daría lugar al mosquitero común y al mosquitero ibérico, especies presentes durante parte del año en el norte de África.

Fotos | Guillermo López

diferenciada en ninguna de ellas, lo que indicaría un elevado flujo génico entre las islas más cercanas. De igual forma, como se trata de una especie de ave adaptada a vivir en medios con una presencia moderada o alta de cobertura arbustiva o arborea, nos planteamos estudiar si la llegada de nuestra especie a las islas Canarias podría haber tenido un reflejo en su tamaño efectivo poblacional. Este último término, que puede sonar raro, se refiere al número de individuos reproductores que contribuyen a la siguiente generación en términos genéticos y demográficos. Dicho de otro modo, no todos los individuos que podemos contar en una población transmitirán sus genes a la siguiente generación, bien porque están enfermos para reproducirse, porque no encuentran pareja o por situaciones estocásticas; de modo que el tamaño efectivo poblacional suele ser más bajo que el tamaño real de la población. En este sentido, sería plausible esperar que la llegada de los europeos, con la consecuente y conocida destrucción de buena parte de las masas forestales de Canarias, hubiera resultado en una disminución del tamaño efectivo poblacional del mosquitero canario.

Para abordar estas cuestiones usamos dos genes mitocondriales e incluimos muestras de todas las islas con poblaciones actuales. Los resultados mostraron una estructura genética con poca dife-

renciación entre islas, excepto en Gran Canaria. Aplicando tasas de cambio de nucleótidos conocidas para uno de los genes mitocondriales (el citocromo *b*), pudimos estimar que los mosquiteros empezaron a diferenciarse muy recientemente, en los últimos 30 000 años (en este punto hay que recordar que la edad de colonización del ancestro de los mosquiteros canarios se estimó en unos 2,28 millones de años). Este dato indicaría que, o bien colonizaron inicialmente una sola isla y permanecieron allí más de 2 millones de años, o bien, si colonizaron más de una isla, existió un flujo de individuos (y de genes) tan alto entre poblaciones que evitó una diferenciación significativa entre islas hasta hace 30 000 años. Aplicando un análisis similar, pudimos estimar que el proceso de diferenciación de la isla de Gran Canaria empezó hace aproximadamente 15 000 años; es decir, que dicha fecha marcaría también la edad de su colonización. Este interesante resultado concuerda con los resultados preliminares sobre la diferenciación acústica observada entre algunas islas y refuerza el papel de la isla de Gran Canaria en el proceso de diferenciación de aves en el archipiélago. Pese a ello, es evidente que en el caso de los mosquiteros este proceso no ha sido tan profundo ni antiguo como el de otras especies de passeriformes como los petirrojos, los pinzones y los herrerillos.

Por otra parte, el análisis demográfico no mostró, para nuestra sorpresa, ningún

signo de reducción del tamaño efectivo poblacional, ni tan siquiera tras la llegada de los seres humanos a Canarias. De hecho, nuestros resultados sí demostraron lo contrario, esto es, un incremento del tamaño efectivo poblacional que se iniciaría tras la llegada de los mosquiteros a Gran Canaria hace unos 15 000 años y que se mantendría hasta el Holoceno medio (en torno a 5 000 años) momento en que se estabiliza su tamaño efectivo poblacional hasta nuestros días.

Este último resultado sugiere una gran plasticidad ecológica de la especie, que ha sido capaz de superar numerosas y consecutivas adversidades, como, entre otras, la pérdida de grandes ma-

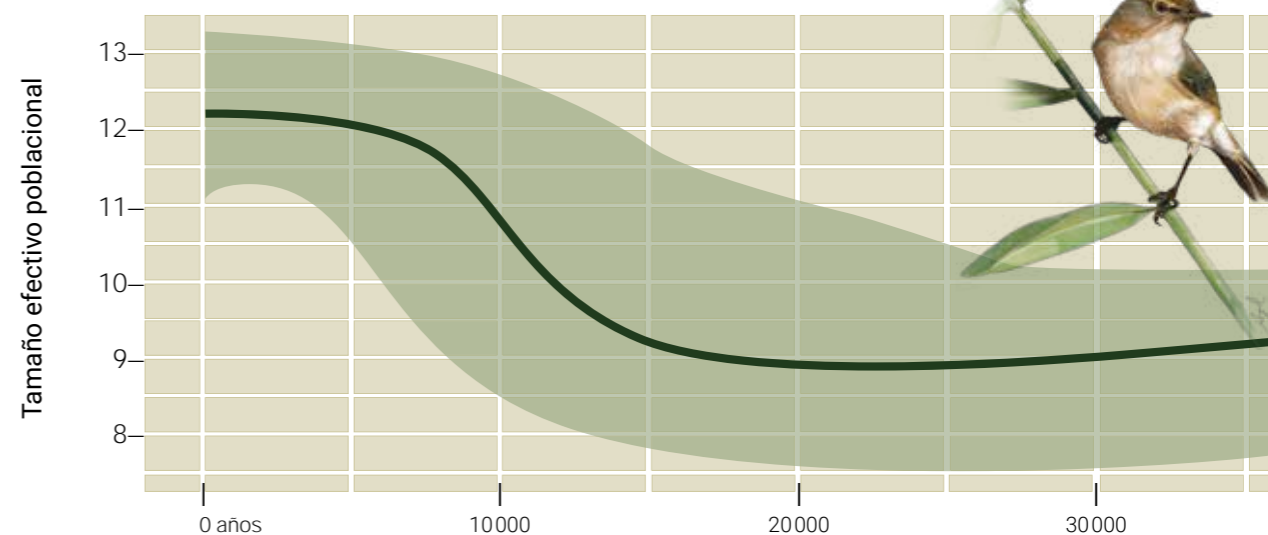
sas forestales (de termófilo, pinar y laurisilva) desde la llegada del ser humano a Canarias.

En definitiva, estos resultados en su conjunto resaltan dos ideas principales: 1) que los mosquiteros canarios están experimentando un proceso de diferenciación entre islas muy incipiente, en el cual la isla de Gran Canaria, una vez más, emerge como un punto de referencia a la hora de propiciar la aparición de más biodiversidad en el archipiélago canario; y 2) que los mosquiteros canarios son muy resistentes y resilientes a las acciones antrópicas, gracias a lo cual son seguramente hoy en día una de las especies más comunes y abundantes de las islas Canarias. ●

### PEQUEÑA PERO RESILIENTE

Los mosquiteros canarios no muestran reducción alguna en su tamaño efectivo poblacional, lo cual sugiere un impacto muy limitado de la llegada humana a las islas Canarias, al menos en las poblaciones actuales. De hecho, se puede observar un significativo incremento que coincide con la colonización de la isla de Gran Canaria hace unos 15 000 años.

Ilustración | Ángel Morales



## Agradecimientos

Querría expresar mi agradecimiento a Nicolás Martín por animarme a escribir este artículo para la revista *inDiferente*. Estoy muy agradecido a José Juan Hernández, Nicolás Trujillo, Guillermo López Zamora, Aurelio Martín, Miguel Ángel Peña, Vicente Quilis y Beneharo Rodríguez, quienes me proporcionaron las fotos que aparecen en este artículo. También quiero dar las gracias a Ángel Morales por permitirme usar su dibujo del mosquitero canario. Nieves Delgado tuvo la paciencia de leerse este artículo y de sugerirme cambios de edición. Este artículo se benefició de un proyecto de investigación financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades (Ref.: PGC2018-097575-B-I00) y por un proyecto GRUPIN del Principado de Asturias (Ref.: IDI/2018/000151).

## Referencias bibliográficas

[1] Martín, A; Lorenzo, JA. 2001. *Aves del archipiélago canario*. San Cristóbal de La Laguna: Francisco Lemus Editor.

[2] Fernández-Palacios, JM y otros. 2011. «A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests». *Journal of Biogeography*, vol. 38, n.º 2, pp. 226-246. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2010.02427.x.

[3] García-Verdugo, C y otros. 2019. «Pleistocene extinctions as drivers of biogeographical patterns on the easternmost Canary Islands». *Journal of Biogeography*, vol. 46, n.º 5, pp. 845-859. DOI: 10.1111/jbi.13563.

[4] Cox, SC; Carranza, S; Brown, RP. 2010. «Divergence times and colonization of the Canary Islands by Gallotia lizards». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 56, n.º 2, pp. 747-757. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.03.020.

[5] Rumeu, B; Padilla, DP; Nogales, M. 2009. «The key role of a Ring Ouzel *Turdus torquatus* wintering population in seed dispersal of the endangered endemic *Juniperus cedrus* in an insular environment». *Acta Ornithologica*, vol. 44, n.º 2, pp. 199-204. DOI: 10.3161/000164509X482786.

[6] Illera, JC; Rando, JC; Richardson, DS; Emerson, BC. 2012. «Age, origin and extinctions of the avifauna of Macaronesia:

a synthesis of phylogenetic and fossil information». *Quaternary Science Reviews*, vol. 50, pp. 14-22. DOI: 10.1016/j.quascirev.2012.07.013.

[7] Illera, JC y otros. 2016. «What are we learning about speciation and extinction from the Canary Islands?». *Ardeola*, vol. 63, n.º 1, pp. 15-34. DOI: 10.13157/arla.63.1.2016.rp1.

[8] Illera, JC. 2016. «Desenredando la complicada historia evolutiva de los herrerillos canarios». *inDiferente*, n.º 22, pp. 72-87.

[9] Päckert, M y otros. 2006. «Radiation of Atlantic goldcrests *Regulus regulus* spp.: evidence of a new taxon from the Canary Islands». *Journal of Avian Biology*, vol. 37, n.º 4, pp. 364-380. DOI: 10.1111/j.2006.0908-8857.03533.x.

[10] Padilla, DP y otros. 2015. «Population history, gene flow and bottlenecks in island populations of a secondary seed disperser, the southern grey shrike (*Lanius meridionalis koenigi*)». *Ecology and Evolution*, vol. 5, n.º 1, pp. 36-45. DOI: 10.1002/ece3.1334.

[11] Barrientos, R y otros. 2014. «Refugia, colonization and diversification of an arid-adapted bird: coincident patterns between genetic data and ecological niche modelling». *Molecular Ecology*, vol. 23, n.º 2, pp. 390-407. DOI: 10.1111/mec.12588.

[12] Dietzen, C; Witt, H-H; Wink, M. 2003. «The phylogeographic differentiation of the European robin *Erithacus rubecula* on the Canary Islands revealed by mitochondrial DNA sequence data and morphometrics: evidence for a new robin taxon on Gran Canaria?». *Avian Science*, vol. 3, n.º 2-3, pp. 115-132.

[13] Valente, L y otros. 2020. «A simple dynamic model explains island bird diversity worldwide». *Nature*, vol. 579, n.º 7797, pp. 92-96. DOI: 10.1038/s41586-020-2022-5.

[14] Valente, L y otros. 2017. «Macroevolutionary dynamics in Atlantic island avifaunas support MacArthur and Wilson's equilibrium prediction». *Current Biology*, vol. 27, n.º 11, pp. 1660-1666. DOI: 10.1016/j.cub.2017.04.053.

[15] Rando, JC; Alcover, JA. 2021. «Aves extintas de la Macaronesia. Una historia de aborígenes, vikingos e imperialismo europeo». *inDiferente*, n.º 23, pp. 40-57.

[16] Diamond, JM. 1984. «“Normal” extinctions of isolated populations». En MH Nitecki (ed.): *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 191-246.

[17] Illera, JC y otros. 2014. «Genetic, morphological, and acoustic evidence reveals lack of diversification in the colonisation process in an island bird». *Evolution*, vol. 68, n.º 8, pp. 2259-2274. DOI: 10.1111/evo.12429.

[18] Delmore, K y otros. 2020. «The evolutionary history and genomics of European blackcap migration». *eLife*, vol. 9, art. n.º e54462. DOI: 10.7554/eLife.54462.

[19] Sangster, G y otros. 2016. «Integrative taxonomy reveals Europe's rarest songbird species, the Gran Canaria Blue Chaffinch *Fringilla polatzeki*». *Journal of Avian Biology*, vol. 47, n.º 2, pp. 159-166. DOI: 10.1111/jav.00825.

[20] Dietzen, C; Michels, JP; Wink, M. 2015. «Formal Description of a New Subspecies of the European Robin from Gran Canaria Island, Spain (Aves: Muscicapidae: *Erithacus rubecula marionae* subsp. nov.)». *The Open Ornithology Journal*, vol. 8, pp. 39-42. DOI: 10.2174/1874453201508010039.

[21] Dietzen, C; Garcia-del-Rey, E; Castro, GD; Wink, M. 2008. «Phylogeography of the blue tit (*Parus teneriffae*-group) on the Canary Islands based on mitochondrial DNA sequence data and morphometrics». *Journal of Ornithology*, vol. 149, pp. 1-12. DOI: 10.1007/s10336-007-0192-7.

[22] Illera, JC y otros. 2018. «Acoustic, genetic, and morphological analyses of the Canarian common chaffinch complex *Fringilla coelebs* ssp. reveals cryptic diversification». *Journal of Avian Biology*, vol. 49, n.º 12, art. n.º e01885. DOI: 10.1111/jav.01885.

[23] Illera, JC y otros. 2020. «Maternal genetic structure shows an incipient differentiation in the Canary Islands chiffchaff (*Phylloscopus canariensis*)». *Ardeola*, vol. 67, n.º 2, pp. 401-414. DOI: 10.13157/arla.67.2.2020.ra11.

[24] Fernández de Castro, AG; Moreno-Saiz, JC; Fuertes-Aguilar, J. 2017. «Ornithophily for the nonspecialist: Differential pollination efficiency of the Macaronesian island paleoendemic *Navaea phoenicea* (Malvaceae) by generalist passerines». *American Journal of Botany*, vol. 104,



Foto | Aurelio Martín

n.º 110, pp. 1556-1568. DOI: 10.3732/ajb.1700204.

[25] González Melián, E. 2018. «Sex determination of the Canary Island Chiffchaff *Phylloscopus canariensis* using morphological traits and molecular sexing». *Ornithological Science*, vol. 17, n.º 1, pp. 37-44. DOI: 10.2326/osj.17.37.

[26] Alström, P y otros. 2018. «Complete species-level phylogeny of the leaf warbler (Aves: Phylloscopidae) radiation». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 126, pp. 141-152. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.03.031.

[27] Tietze, DT y otros. 2015. «Evolution of leaf warbler songs (Aves: Phylloscopidae)». *Ecology and Evolution*, vol. 5, n.º 3, pp. 781-798. DOI: 10.1002/ece3.1400.

## Notas biográficas

Soy un biólogo interesado en comprender cómo las especies aviares insulares surgen, proliferan y se extinguen con el tiempo. Para ello utilizo herramientas moleculares y datos de campo, para investigar los patrones y procesos tanto ecológicos como evolutivos individuales y poblacionales.

**Juan Carlos Illera** es profesor de Ecología en la Universidad de Oviedo (Dpto. de Biología de Organismos y Sistemas) y miembro de la Asociación para la Conservación de la Biodiversidad Canaria (ACBC).

[jcillera3@hotmail.com]  
[jcillera@gmail.com]  
[www.juancarlosillera.es]

## Cita recomendada:

Illera, JC. 2021. «Especiación de aves en Canarias. Historias evolutivas de las aves canarias: el mosquitero canario». *inDiferente*, n.º 23, pp. 106-119.