

ECOLOGIA DE LES ILLES



MONOGRAFIES DE LA SOCIETAT D'HISTÒRIA NATURAL DE LES BALEARS, 6

MONOGRAFIA DE L'INSTITUT D'ESTUDIS BALEÀRICS, 66

IdEB
INSTITUT
D'ESTUDIS
BALEÀRICS


SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS




GOVERN BALEAR
Conselleria d'Educació, Cultura i Esports

ECOLOGIA DE LES ILLES

Ciutat de Mallorca

1999

Ecologia de les Illes. -- Ciutat de Mallorca: Institut d'Estudis Baleàrics: Societat d'Història Natural de les Balears, 1999. -- 206 p.; 25 cm. -- (Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears; 6) (Monografia de l'Institut d'Estudis Baleàrics; 66)

Bibliografia

ISBN.: 84-87026-86-9

D L PM. 125-1999

1. Ecologia - Illes Balears I. Institut d'Estudis Baleàrics

II. Societat d'Història Natural de les Balears III. Col·lecció (2) 504 (460.32)



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS



GOVERN BALEAR

Conselleria d'Educació, Cultura i Esports

MONOGRAFIES DE LA SOCIETAT D'HISTÒRIA NATURAL
DE LES BALEARS, 6
MONOGRAFIA DE L'INSTITUT D'ESTUDIS BALEÀRICS, 66
COORDINACIÓ D'AQUESTA MONOGRAFIA: J.A. ALCOVER

© Societat d'Història Natural de les Balears, Institut d'Estudis Baleàrics i autors.

Fotografies de la portada: *J.A. Ottenwader* (adalt, esquerra),

J. Vicens (adalt, dreta),

T.W. Schoener (abaix, esquerra)

J.A. Alcover (abaix dreta).

Imprès a



Gràfiques Miramar, S.A.
Torre de l'Amor, 4
07001 PALMA

INDEX

Introducció per <i>J. A. Alcover & J. del Hoyo</i>	7
El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars per <i>A. Traveset</i>	9
Variation in the magnitude of a predator's effect from small to large islands per <i>T. W. Schoener i D. A. Spiller</i>	35
Some ecological implications of the broadening habitat and trophic niche of terrestrial vertebrates in the Canary Islands per <i>M. Nogales</i>	67
Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de <i>Rattus rattus</i> per <i>G. Cheylan</i>	83
Invertebrats endèmics i illes (Tenebrionidae i Araneae): introduccions i extincions als illots de Cabrera (Illes Balears) per <i>G. X. Pons i M. Palmer</i>	105
Observations on the habitat and ecology of the Hispaniolan Solenodon (<i>Solenodon paradoxus</i>) in the Dominican Republic per <i>J. A. Ottenwalder</i>	123
Una aproximació a la paleoecologia de les illes per <i>J. A. Alcover, P. Bover i B. Seguí</i>	169

INTRODUCCIÓ

Dintre de les activitats que organitza la Societat d'Història Natural de les Balears juntament amb l'Institut d'Estudis Balearics, entre el 17 i el 21 de març de 1997 va tenir lloc a Palma un Cicle de Conferències sobre Ecologia Insular. Es va tractar d'una altra de les activitats de divulgació científica realitzades amb l'ànim de promoure la creació del Museu de la Naturalesa de les Illes Balears a Palma de Mallorca, una de les necessitats culturals més evidents del nostre país. En aquesta ocasió, un grup d'ecòlegs d'arreu del món van realitzar cinc conferències davant d'un públic ben variat, constituït per estudiants, professionals i afeccionats a les ciències naturals. La participació dels assistents fou molt activa, cosa que va quedar ben palesa, diàriament, amb la gran durada dels torns de preguntes, i fou demostrativa del gran interès que va despertar la temàtica del cicle realitzat. Ara, un any després de la realització del cicle de conferències, hem reunit en aquest volum quatre de les cinc conferències presentades, ampliades o reduïdes segons el criteri dels propis conferencians, i hem afegit tres treballs més sobre Ecologia Insular, per tal de donar més cos a la present monografia. Aquests treballs abasten aspectes molt variats de l'Ecologia Insular.

Les illes han estat considerades com els millors laboratoris naturals per a l'estudi de l'evolució animal. També ho són per a l'estudi de les relacions ecològiques entre els animals i les plantes. El ventall de treballs aquí presentats així ho demostren. Les illes són un mons apart, sovint molt simplificats. Contenen espècies endèmiques que no es troben enlloc més. Sovint, però, contenen espècies invasores, les quals s'han d'adaptar també a viure als mons insulars. Les espècies insulars s'articulen en comunitats molt singulars, simplifiades, on es poden estudiar les relacions ecològiques més clarament que a les comunitats continentals, més complexes. L'experimentació a les illes sembla més senzilla que als continents, igual que les anàlisis de les interaccions ecològiques entre els habitants de les illes.

En aquesta monografia es presenten treballs que abasten una bona part del ventall de l'Ecologia Insular. Les investigacions que es presenten a aquest volum versen sobre relacions ecològiques a diferents illes del món. L'àrea geogràfica contemplada en aquest volum no està, doncs, limitada a cap indret específic, sinó que són les illes oceàniques i para-oceàniques del món. Alguns dels treballs se situen, però, a indrets geogràfics més concrets, tals com les illes mediterrànies, les Antilles i les Canàries. Dos dels treballs són revisions de caràcter general sobre aspectes concrets de l'Ecologia Insular (una anàlisi general dels mutualismes planta-animal a les illes realitzada per A. Traveset i una aproximació a la paleoecologia de les illes presentada per J.A. Alcover, B. Seguí i P. Bover). Els altres són anàlisis de casos concrets. Els doctors Schoener i Spiller analitzen els efectes de la magnitud de la depredació a les illes, a partir de quatre estudis realitzats a les Bahames. El seu treball inclou no sols tasques de seguiment del que esdevé a la Naturalesa, sinó també diversos experiments elegants. Dos dels treballs presentats són anàlisis concretes sobre illots de la Mediterrània. El Dr G. Cheylan analitza les poblacions de *Rattus rattus* a les petites illes provençals i tirrèniques. Les rates negres, una espècie escampada per nombroses illes mediterrànies en temps recents, exerceixen un paper clau en l'ecologia de nombrosos illots mediterranis i d'arreu del món. El paper concret exercit *Rattus rattus* sobre les poblacions de tenebrionids i d'aranyes als illots de l'arxipèlag de Cabrera és analitzat per G. X. Pons i el Dr Palmer. Dos exemples d'interaccions entre plantes i animals de l'arxipèlag de les Canàries són presentats pel Dr M. Nogales, qui incideix en l'eixamplament del nínxol tròfic i espacial que sovint es detecta a les illes. El Dr J.A. Ottenwalder presenta un treball sobre l'ecologia d'un dels vertebrats endèmics insulars més interessant dels que encara

sobreviuen, el Solenodon de La Hispaniola, *Solenodon paradoxus*, una espècie de la qual encara resta molt per conèixer. Amb tots aquests treballs els lectors podran percebre visions ben precises de l'ecologia dels sistemes insulars.

Com a coordinadors del Cicle de Conferències sobre Ecologia Insular volem fer palés el nostre agraïment cap a tots els conferenciants, el qual volem fer extensiu a tots els autors d'aquest volum, així com a les institucions que ampararen el cicle.

J. A. Alcover - J. del Hoyo
Palma de Mallorca, 25 d'agost de 1998

El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars

Anna TRAVESET

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB). Ctra. de Valldemossa, Km 7,5. 07071-Ciutat de Mallorca. email: ieatv@ps.uib.es

Traveset, A. 1999. El paper dels mutualismes planta-animal als ecosistemes insulars. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* 6 / *Mon. Inst. Est. Bal.* 66: 9-33. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

En el present treball s'examina la importància ecològica a les illes de les interaccions mutualistes entre plantes i animals, en particular, el paper que la pol·linització i la dispersió de llavors per aquests juga en la estructura de les comunitats i en el manteniment de la diversitat biològica. S'enumeren una colla d'exemples d'interaccions peculiars que s'han originat en diferents illes arreu del món així com les conseqüències ocasionades al trencar-se aquests mutualismes degut a diferents causes com són la destrucció de l'hàbitat, la introducció d'espècies exòtiques o una caça excessiva. S'examinen també els factors que cal considerar a l'hora d'avaluar el risc d'extinció de plantes que han perdut els seus animals mutualistes i els mecanismes que tenen per a compensar aquestes pèrdues. Finalment, es tracten els sistemes de reproducció de les plantes a les illes i els mecanismes que han evolucionat per a evitar la dependència absoluta dels animals en aquests ecosistemes.

Es conclou que en qualsevol programa de conservació cal incorporar l'estudi i la facilitació de les interaccions mutualistes. No n'hi ha prou en preservar la diversitat genètica i el potencial evolutiu, si no que s'han de conservar també els sistemes i processos que han evolucionat durant molt de temps i segueixen evolucionant. A les illes s'hi troben unes taxes relativament altes d'endemismes. Amb cada espècie endèmica que se'n va, se'n poden anar també altres espècies associades a ella, i per tant, la diversitat biològica total es pot veure molt negativament afectada.

Paraules clau: Mutualismes, Illes, Pol·linització, Dispersió de llavors, Conservació

The role of plant-animal mutualisms on insular ecosystems.

In the present study I examine the ecological importance of the mutualistic interactions between plants and animals in island ecosystems. In particular, I examine the role that pollination and seed dispersal by animals play on community structure and on the maintenance of biological diversity. A number of examples of peculiar interactions that have originated in different islands around the world is examined as well as the consequences of mutualism disruption due to different reasons such as habitat destruction, introduction of exotic species or an excessive hunting. I also examine the factors that need to be considered to evaluate the extinction risk of plants that have lost their animal mutualists and the mechanisms that they possess to compensate for such losses. Finally, plant breeding systems in islands and the mechanisms evolved to avoid the absolute dependence upon animals in these ecosystems are also considered.

It is concluded that in any conservation program we need to incorporate the study and facilitation of mutualistic interactions. It is not enough to preserve the genetic diversity and the evolutionary potential, but also the systems and processes that have evolved for a long time and continue to evolve. In islands we find relatively high rates of endemic taxa. Along each species that is gone, several other species associated with it may also disappear, and thus, the total biological diversity can be negatively affected.

Key words: Mutualism, Islands, Pollination, Seed dispersal, Conservation

“Les illes representen una font enormement important d’informació i una base, sense paral·lels, per poder provar diverses teories científiques. Però aquesta importància ens imposa una obligació. La seva biota és vulnerable i molt valuosa. L’hem de protegir. Allò que es perd una vegada és perdut per a sempre, ja que molta de la biota insular és única”.

E. Mayr (1967)

Introducció

Els mutualismes són un tipus d’interacció ecològica que no ha començat a rebre l’atenció que es mereix fins fa aproximadament uns 20 anys. Les interaccions que li han fet ombra durant molt temps, i a les que s’els hi ha donat més importància com a fenòmens estructuradors de les comunitats, són la depredació i la competència. Per altra banda, durant molts anys hi ha hagut una gran manca d’interacció entre zoòlegs i botànics, la qual ha dificultat aquests tipus de recerques on s’estudien simultàniament espècies pertanyents a diferents regnes.

A les illes, en particular, aquests estudis encara són més rars i les dades que tenim són puntuals, de llocs concrets, i no sabem encara que tan generalitzables. En el present treball s’ha intentat recollir gran part de la informació existent sobre aquest tema a les illes, i com es podrà constatar, queden encara moltes preguntes a contestar i hipòtesis a provar.

Abans d’entrar dins el tema dels mutualismes a les illes, però, i de la seva importància sobretot per al manteniment de la biodi-

versitat, cal fer una breu introducció del que són els mutualismes, quins tipus existeixen, què és l’efectivitat d’un mutualista i quines adaptacions presenten les plantes i els animals mutualistes.

Definició de mutualisme

En ecologia, un mutualisme és el tipus d’interacció entre dues o més espècies on l’efecte recíproc d’una espècie sobre la taxa de creixement poblacional de l’altra i/o la mida de la població és positiu. Des d’un punt de vista evolutiu, s’entén per mutualisme aquell tipus d’interacció entre dues o més espècies en el qual s’incrementen recíprocament l’eficàcia biològica (també anomenada “*fitness*” o “*adecuació*”). S’han de distingir els mutualismes *simbiòtics* (on les espècies viuen en contacte físic, com per exemple alguns bacteris que viuen en els intestins dels herbívors) dels *no simbiòtics* (on les espècies no viuen juntes). Aquí es tractaran els segons, els quals tenen una importància ecològica molt gran. Per altra banda, existeixen mutualismes *facul-*

tatius, molt comuns en la natura, on la desaparició d'una de les espècies mutualistes no necessàriament resulta en l'extinció de l'altra, i mutualismes *obligats*, bastant rars a la natura, on hi ha una relació molt estricta de dependència entre les espècies.

Tipus d'interaccions mutualistes planta-animals

Pol·linització

És la transferència de pol·len que condueix a la fertilització dels òvuls de les plantes. Les plantes usen nèctar o el mateix pol·len per atraure els animals que han de transportar aquest d'una flor a l'altra. La majoria d'angiospermes de les zones temperades són pol·linitzades per insectes, i gairebé totes les tropicals ho són bé per insectes, bé per ocells o bé per rates-pinyades.

Dispersió de llavors

És el transport de llavors lluny de la planta mare. La majoria de plantes usen fruits que tenen una polpa (o la mateixa llavor) rica en nutrients per atraure ocells, mamífers, rèptils, formigues, etc. Els animals que mengen fruits s'anomenen *frugívors* i als que passen les llavors intactes pel seu tub digestiu els hi diguem '*dispersors legítims*', distingint-los dels '*depredadors*', els quals digereixen -i, per tant, maten- les llavors, i dels '*consumidors de polpa*', que no s'empassen la llavor i sovint la deixen sota la planta mare o en llocs on té una molt baixa probabilitat de germinar.

Aquest mutualisme és més antic que el de la pol·linització. Ja des de fa uns 200 milions d'anys, els progenitors de les cicades modernes tenien llavors carnosos aparentment adaptades per al consum pels rèptils primitius (Sporne, 1965). A l'igual que les flors, els fruits clarament adaptats per atraure animals no apareixen de forma abundant al registre fòssil fins al Cretaci tardà, fa uns 65 milions d'anys. Des de llavors la Terra ha vist una increïble proliferació d'interaccions entre fruits i ocells, rates pinyades, primats, ungu-

lats i rosegadors que se'ls mengen. On aquest mutualisme és més comú és al bosc tropical plujós, on un 90% dels arbres i gairebé tots els arbusts tenen fruits adaptats per atraure ocells o mamífers. Per contra, és gairebé absent en els deserts d'Àfrica i de l'Orient Mitjà (Howe i Westley, 1988).

Protecció (per formigues)

Aquest és un tipus més específic de mutualisme on la planta suministra sucre o midó de les seves fulles, tiges o brots a formigues agressives que la defensen dels herbívors (altres insectes o inclús vertebrats) o fins i tot d'altra vegetació que pot interferir amb el seu creixement. És el cas conegut de les acàcies, per exemple.

Adaptacions de les plantes

La selecció natural exercida per diferents animals amb diferents capacitats sensorials, requeriments nutritius i costums ha moldejat una varietat molt gran d'adaptacions de les flors, des de canvis en l'olor o color fins en el nombre i forma de les flors. Aquestes adaptacions són el que es coneix amb el nom de '*síndromes de pol·linització*', els quals associen diferents grups taxonòmics de visitants florals amb diferents característiques de les flors. Així, per exemple, els escarabats cerquen sobretot pol·len i visiten flors aplanades o amb forma de bol amb simetria radial, les flors de colors variables (excepte el vermell) que produeixen nèctar i que tenen simetria radial o bilateral són visitades gairebé sempre per abelles, les flors que funcionen com a trampa i fan olor fètida atrauen sobretot cal·lifòrids (mosques del fems i dels cadàvers), flors tubulars amb molt nèctar i pol·len viscosos atrauen a papallones i/o falenes de llengua llarga, als tròpics les flors de colors vius i tubulars són visitades principalment per ocells, etc.

D'igual manera, hi ha els '*síndromes de dispersió*', que són el conjunt de característiques dels fruits (forma, color, olor i qualitat

nutritiva) associades a diferents tipus de disseminació de les llavors i que també representen respostes adaptatives a la selecció pels animals que consumeixen els fruits i dispersen les llavors intactes. Així, per exemple, les llavors amb elaiosoma són dispersades per formigues; els fruits petits de color vermell, blau, verd o negre són gairebé sempre dispersats per ocells (això no vol dir, però, que no puguin ser dispersats per altres animals a la vegada, com carnívors, per exemple); les rates pinyades solen dispersar llavors de fruits de color verd o groc amb olor de mesc, els fruits o llavors que alguns mamífers amaguen (i després poden oblidar) solen ser marrons, poc olorosos i fruits indehiscents amb una coberta dura, etc.

Hi ha alguns fruits que s'enganxen als pèls o a les plomes dels animals i poden ser transportats de forma passiva mils de quilòmetres (arribant així a illes oceàniques que estan lluny de la costa continental). Aquests fruits no li aporten res a l'animal i, per tant, la interacció no és mutualista. Tampoc és mutualista la interacció indirecta que existeix entre alguns animals que n'ingereixen uns altres que mengen llavors o fruits; aquest és el cas, per exemple, del mussol de les Galápagos (*Asio flammeus*) que menja pinsans (*Geospiza*) els quals poden tenir llavors de *Chamaesyce amplexicaulis* en el pedrer, o el cas dels capsigranys (*Lanius*) que dispersen llavors indirectament a l'ingerir sargantanes que havien consumit fruits previament a ser caçades, com s'ha trobat a les illes Canàries (Nogales, aquest volum).

Adaptacions dels animals

Talment com les plantes, els animals pol·linitzadors i els dispersors de llavors també tenen adaptacions en llur morfologia, fisiologia digestiva i capacitats sensorials per trobar i consumir el nèctar i/o pol·len de les flors i els fruits.

Com a exemple d'adaptacions morfològiques dels pol·linitzadors tenim les llengües

retractables de les falenes esfingids o els llargs becs dels colibrís, que els hi permeten pol·linitzar flors de tub llarg. Les abelles estan equipades amb unes estructures al tars, anomenades corbícules, usades per transportar el pol·len cap al niu. Les rates pinyades nectarívores tenen llengües prènsils que els permeten succionar el pol·len o el nèctar del fons de les flors, agafant pol·len en el procés i transportant-lo a altres flors. Un colibrí de 5 grams o un esfingid consumeix unes 18 calories per minut mentre està mantenint-se en l'aire en front d'una flor; aquest metabolisme tan alt els hi permet visitar dil·ligement centes de flors cada dia o nit i a la vegada moldeja caràcters de les plantes, com pot ser la quantitat i/o qualitat de nèctar produït (les plantes que tenen aquests pol·linitzadors tan efectius produeixen un nèctar més ric en sucres que les que són visitades per insectes amb unes necessitats metabòliques més baixes). Les capacitats sensorials difereixen molt entre visitants florals, i per tant, també afecten l'evolució de les flors usades per diferents pol·linitzadors. L'ull compost de les abelles, per exemple, és receptiu a un espectre visual molt més ampli que el de l'ull humà. Moltes flors que a nosaltres ens semblen d'un groc o blanc sòlid, per a les abelles, que perceben la llum ultraviolada, tenen diferents patrons els quals actuen com a 'guies' del nèctar i les dirigeixen als estams i estigmes de la flor. Diferents tàxons d'insectes són sensibles a diferents porcions de l'espectre de colors, deixant a la planta la possibilitat de mostrar un ampli conjunt de senyals que són invisibles per als humans. D'igual manera, els insectes tenen una percepció de la forma i dels olors diferents a la nostra. Les abelles detecten l'olor dolça així com les mosques vironeres detecten l'olor de proteïna podrint-se, i per tant no és sorprenent que les flors pol·linitzades per abelles facin 'bona' olor i les pol·linitzades per mosques facin olor de 'ranci' o de podrit. Les pol·linitzades per colibrís, per contra, no fan olor perquè aquests, com quasi tots els ocells, tenen un sentit de l'olfacte molt poc

desenvolupat. Les flors pol·linitzades per aquests ocells fan poca olor o no en fan gens.

Els animals frugívors tenen també unes adaptacions que resulten no de la selecció per a disseminar llavors, sinó per cercar i digerir el menjar de forma eficient. Així, sovint tenen visió del color, o modificacions en els intestins que els ajuden a processar els fruits ràpidament. Els fruits són deficients en proteïnes. Els frugívors han de menjar cada dia, en promig, 2 grams de fruit per cada gram de pes corporal per a poder extraure suficient proteïna per al seu manteniment (Moermond i Denslow, 1985). Per tant, o bé suplementen llur dieta amb insectes o bé han de limitar el temps que passen processant fruits. Si no són especialment frugívors, no solen tenir modificacions digestives distintives (vegeu, per exemple, Herrera, 1984). Els animals especialistes en consumir grans quantitats de fruits han abreviat el seu tracte digestiu, cosa que accelera el pas de les llavors i assegura el seu tractament suau. Per exemple, el còlon d'una monèia aranya (*Ateles*), un important frugívor, és molt més petit que el d'una monèia udoladora (*Alouatta*), especialista en menjar fulles, malgrat ambdós tenen una mida semblant. Els ocells completament frugívors també tenen un intestí més curt, no tenen gavatx o el tenen molt reduït, i tenen un pedrer amb una paret molt prima, no muscular (veure revisió a Jordano, 1992). Recentment, s'ha suggerit que la polpa d'alguns fruits conté unes substàncies que actuen com a 'laxants' i que disminueixen el temps de retenció de les llavors en l'intestí, cosa que s'ha interpretat com a una adaptació de les plantes per augmentar la supervivència de les llavors (Murray et al., 1994, però veure també Witmer, 1996).

Els frugívors rarament s'especialitzen en una o poques espècies de plantes. Això és degut a que els frugívors viuen més temps que el període de fructificació d'una planta i a que els fruits d'una espècie no són suficients per a una dieta equilibrada. Alguns ocells, però, tenen preferències molt fortes per a determinades morfologies dels fruits. Per exemple,

els ocells del paradís de Nova Guinea prefereixen fruits encapsul·lats mentre que els coloms asiàtics en els mateixos boscos prefereixen baies i drupes (Pratt i Stiles, 1985).

A vegades, algunes relacions planta-frugívor semblen molt fortes i estretes (sovint anomenades 'coevolutives'). Aquestes són sovint degudes a una gran abundància local de menjar que comporta una resposta local del frugívor a la seva recerca. El fet de ser abundants i predibles fonts d'aliment fan que un frugívor determinat es pugui 'especialitzar' en aquest aliment, però aquesta interacció és més ecològica que evolutiva. En aquest tipus de mutualisme, no hi ha el cas paral·lel de les figues i les seves avespes pol·linitzadores o el de l'estreta relació entre la iucca i la seva falcina pol·linitzadora. Les veritables interaccions coevolutives impliquen canvis genètics adaptatius en les dues espècies, els quals es produeixen al llarg del temps com a resposta específicament a llur interacció. Encara que existeixen, no són gens fàcils de demostrar (veure més abaix, la secció que tracta sobre les relacions de dependència a les illes).

Aspectes quantitau i qualitatiu dels mutualismes. Efectivitat del mutualista

No tots els pol·linitzadors i dispersors són igualment efectius per a la planta. Anomenem *efectivitat* a la contribució que el pol·linitzador o el dispersor fa a la futura reproducció d'una planta (Schupp, 1993). Els mutualistes més efectius per a la planta són els que poden exercir una important pressió de selecció sobre diferents caràcters d'aquesta.

L'efectivitat té dos components, un quantitatiu i un qualitatiu. En el cas de la pol·linització, el component quantitatiu depèn de: (a) el nombre de visites del pol·linitzador a la planta i (b) el nombre de flors visitades en cada visita a la planta. El component qualitatiu (que mostra l'eficiència del pol·linitzador) està en funció de: (a) la freqüència de transferència de pol·len, (b) la càrrega de pol·len

depositada sobre els estigmes, (c) la selecció de l'estadi sexual de la flor i (d) el patrons de distàncies de vols entre flors. En el cas de la dispersió de llavors, el component quantitatiu depèn de: (a) el nombre de visites del dispersor a la planta i (b) el nombre de llavors dispersades en cada visita, i el component qualitatiu de: (a) el tractament de la llavor en la boca i tracte digestiu i (b) la qualitat de deposició de les llavors, determinada per la probabilitat de que una llavor sobrevisqui a la fase adulta.

En l'estudi de l'evolució de les interaccions mutualistes, doncs, hem de considerar aquests aspectes. Per poder saber què tan important és un pol·linitzador per a una espècie vegetal determinada, hem de conèixer tot el conjunt de visitants florals i determinar la seva efectivitat relativa a la dels altres. Exactament la mateixa cosa passa en el cas dels mutualismes planta-dispersor. A més, la variació en l'espai (entre àrees o entre llocs dins d'un àrea) i en el temps en el conjunt d'aquests mutualistes es tradueix, obviamt, en variació en aquests dos components. Diferents composicions taxonòmiques poden tenir unes diferents pressions de selecció sobre la planta, creant un mosaic de "règims selectius" (Herrera, 1988, Thompson, 1994). Per entendre l'evolució d'una interacció mutualista, per tant, hem de conèixer també aquesta variació en les dues escales.

Les illes com a originadores d'interaccions peculiars

Les illes es caracteritzen per una flora i fauna disharmòniques amb una fracció variable d'espècies endèmiques. Entenem per disharmonia una composició i proporció de les diferents famílies que difereix de la flora i fauna de la regió d'origen ('font'), gairebé sempre el continent més proper.

Les faunes de pol·linitzadors a les illes són, en general, molt més pobres que al continent, alguns grups estant fins i tot absents. Això s'ha constatat a les illes Hawaii

(Howarth i Mull, 1992), a les Galápagos (McMullen, 1987) i a Nova Zelanda (Lloyd, 1985). Com més petita és l'illa, més empobrida és la fauna. La distància de l'illa al continent (o a una illa molt més gran) també està relacionada (negativament) amb la diversitat de pol·linitzadors, tant d'insectes (Inoue et al., 1996) com d'ocells (Feinsinger et al., 1982). A més, els insectes tendeixen a ser més generalistes a les illes, visitant un ampli rang de tàxons i per tant reduint les oportunitats d'evolució d'una interacció planta-pol·linitzador especialitzada (Barrett, 1996). A les illes oceàniques, en particular, s'hi ha trobat una representació desproporcionadament més gran d'insectes de mida petita, cosa que probablement reflecteix la seva major capacitat de migració (Barrett, 1996).

A continuació es presenten una colla d'exemples d'illes on han evolucionat diferents mutualismes planta-animals i on aquests semblen ser de gran importància per a l'estructura de les comunitats vegetals i per a la diversitat en general.

Krakatoa

Aquesta illa tropical ha estat colonitzada, des de l'erupció volcànica que hi tingué lloc al 1883, per un gran nombre de plantes arribades mitjançant transport per ocells i rates pinyades. Un estudi realitzat per Whittaker i Jones (1994) mostra que un 30% de la flora total de l'illa hi ha arribat i s'ha expandit mitjançant endozoocòria (veure Taula 1). A part de la dispersió, ocells i rates pinyades poden tenir papers importants com a pol·linitzadors. Les rates pinyades mengen pol·len o nèctar d'almenys sis espècies a Krakatoa. També hi ha diverses espècies d'ocells nectarívors i que pol·linitzen flors en aquesta illa.

Illes del Pacífic Sud

Aquestes illes són probablement el lloc del món on la importància dels vertebrats frugívors i pol·linitzadors en l'estructura dels ecosistemes és més gran (Cox et al., 1991, 1992). Un 30-50% de les plantes presents són

endèmiques, i uns 31 gèneres pertanyents a 14 famílies d'angiospermes són pol·linitzades per Megachiroptera, especialment pel gènere *Pteropus* (Marshall, 1985). A part de pol·linitzar, aquestes rates pinyades consumeixen els fruits d'unes 64 espècies de plantes a les illes de la Poli-, Micro- i Melanèsia (Marshall, 1985). Al dependre d'un nombre limitat de pol·linitzadors i de dispersors, la vulnerabilitat de les plantes a una possible extinció és molt gran. A l'illa de Samoa, en particular, el 30% dels arbres depenen, total o parcialment, de rates pinyades per a llur pol·linització o dispersió. Aquests mamífers juguen un paper molt important mantenint la diversitat del bosc. Poden volar 5-10 km o més entre taques de bosc per aconseguir fruits, cosa que és important per als patrons de flux genètic i dispersió a llarga distància. Hi ha una espècie d'arbre, *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), introduït a Samoa pels aborígens, que és pol·linitzat sols per una espècie de rata pinyada (*Pteropus tonganus*), mentre que al continent (Àfrica occidental, Índia, Brasil, Perú, Mèxic) té altres pol·linitzadors (insectes, ocells, rates pinyades i mamífers no voladors). Igualment, *Freycinetia reineckei* és una liana que al continent és pol·linitzada per un grup ample de vertebrats però a Samoa depèn d'una rata pinyada, *P. samoensis*, i d'un estornell natiu, *Aplonis artifucus* (Cox et al., 1991).

Les rates pinyades, sobretot del gènere *Pteropus*, han disminuït molt llurs poblacions a les illes Pacífiques degut sobretot a la pèrdua d'hàbitat, a l'excés de caça, als tifons i a la introducció de depredadors. Són els únics mamífers frugívors-nectarívors presents a la majoria d'illes del Pacífic. Encara que llur distribució va des de Madagascar fins a les illes Cook, 46 de les 56 espècies es troben a l'est de l'oceà Índic. Està documentat que diferents espècies de *Pteropus* visiten més de 92 gèneres de plantes de 50 famílies (Cox et al., 1991). Són els dispersors, i probablement els pol·linitzadors, més importants de Samoa. Per conèixer les conseqüències de llur desaparició, Cox et al. (1991) han proposat estu-

diar l'èxit en la pol·linització, dispersió i establiment de plàntules a l'illa Guam, on algunes espècies de rates pinyades ja han desaparegut o són molt rares (Fujita i Tuttle, 1991). Aquests autors tenen ja evidència preliminar de que hi ha una reducció en l'èxit d'algunes plantes i han suggerit que els pol·linitzadors i dispersors poden estructurar els ecosistemes d'illes remotes de la mateixa manera que els depredadors estructuraven algunes comunitats continentals o intermareals. Aquesta hipòtesi té, òbviament, importants implicacions per a les estratègies de conservació, ja que suggereix com a prioritat la identificació i protecció dels pol·linitzadors i dispersors a les illes oceàniques.

Nova Zelanda

A aquestes illes trobem una colla d'interaccions planta-animals molt peculiars. Una d'elles és la de la pol·linització per dragons (Gekkonidae). La nectarivoria per rèptils és un fenomen bastant rar que fins ara només s'ha descrit a unes quantes illes (Nova Zelanda, Madeira, Seychelles, Bonaire -a les Antilles Petites-, i també a Balears). Els dragons del gènere *Hoplodactylus* de Nova Zelanda mengen el nèctar de diferents espècies de plantes, col·lectant, sobretot a la gargamella i al morro, gran quantitat de pol·len el qual poden transportar durant bastantes hores (almenys 12) a molts metres de distància (Whitaker, 1987). A més, també són dispersors efectius de llavors de moltes espècies (Whitaker, 1987). El dragó de mida més gran (*Hoplodactylus delcourti*) està actualment extingit i, segons alguns autors (Webb i Kelly, 1993), podria haver dispersat fruits grans.

Lloyd (1985) va revisar la biologia floral de Nova Zelanda conclouent que hi han molt pocs casos de pol·linització especialitzada. Els insectes són els més comuns, encara que hi ha unes 30 espècies (per exemple, *Fuchsia*, *Sophora* i *Phormium*) pol·linitzades per ocells nectarívors, com són l'ocell campana o el tui (de la família Meliphagidae) i, recentment, s'ha descrit un cas d'especialització entre aquests ocells i diverses espècies de

Tipus de dispersió	Nombre d'espècies
Introducció endozoòcora (ocells i/o rates-pinyades)	124 (30% de les angiospermes)
Introducció exozoòcora (ocells)	10
Introducció pels humans, expansió endozoòcora (ocells i/o rates-pinyades)	15
Colonització per la mar, expansió endozoòcora	24
Total introducció i/o expansió zoòcora	173 (42% de les angiospermes)

Taula 1. Nombre d'espècies de plantes trobades a Krakatoa entre el 1886 i el 1992 que són dispersades per ocells i rates-pinyades. Dades de Whittaker i Jones (1994).

Table 1. Number of plant species found in Krakatoa between 1886 and 1992 that are dispersed by birds and bats. Data from Whittaker and Jones (1994).

vesc (*Peraxilla*, Loranthaceae) (Ladley i Kelly, 1995). Comparat amb Austràlia o amb Amèrica central, però, Nova Zelanda té molt pocs ocells nectarívors, i no hi ha cap planta que sols depengui dels ocells per a llur fertilització.

Una altra interacció peculiar, i que sembla ser un mutualisme obligat, ha estat descrita recentment a Nova Zelanda i és l'existent entre una rata pinyada (de cua curta) endèmica, *Mystacina tuberculata*, i una planta bastant rara paràsita, dioica, i també endèmica, *Dactylanthus taylorii* (Balanophoraceae) (Webb i Kelly, 1993). La rata pinyada viatja distàncies llargues per alimentar-se de les grans quantitats de nèctar que produeixen les flors i menja, sovint, a nivell de terra, hàbit que ha pogut evolucionar sols a un ambient lliure de mamífers depredadors. Aquesta interacció ha evolucionat segurament durant milions d'anys des de la separació de Nova Zelanda de Godwana. Les dues espècies estan

actualment amenaçades d'extinció degut a la introducció de mamífers exòtics, com són els opòssums australians o les rates de Polinèsia, els quals destrueixen les flors i eviten la producció de llavors.

A Nova Zelanda, un 70% de les plantes llenyoses té fruits carnosos, la majoria dels quals presenten les característiques típiques dels dispersats per ocells. A la vegada, un 70% dels ocells forestals nadius són frugívors. Els principals dispersors actualment són els coloms, anomenats kereru (*Hemiphaga novaeseelandiae*), el tui (*Prosthemadera*), els ocells-campana (*Anthornis*), els "ulls de plata" ("silvereyes", *Zosterops*) i altres introduïts per l'home com són la mèl·lera (*Turdus merula*) i el tord (*Turdus philomelos*). Únicament els coloms són capaços de dispersar els fruits grans (de més d'un centímetre de diàmetre), incloent els d'almenys 11 espècies d'arbres nadius (Clout i Hay, 1989). Malauradament, les poblacions d'aquests

coloms també han minvat molt després de l'arribada dels humans i dels predadors que aquests van introduir. A les illes Chatham, per exemple, els kereru són raríssims actualment, i a l'illa Raoul han estat recentment extingits. Altres ocells que poden haver estat importants dispersors i que ara estan extingits són l'huia (*Heteralocha acutirostris*), un tord, anomenat piopio (*Turnagra capensis*), o els moes (11 espècies de sis gèneres en les famílies Dinornithidae i Anomalopterygidae). Altres són pocs comuns, com els kiwis (*Apteryx* spp), el kokako (*Callaeas cinerea*) o el weka (*Gallirallus australis*) (Clout i Hay, 1989). Aquesta pèrdua de dispersors potencials ha tingut lloc per tota Polinèsia, però no es coneixen encara quines han estat les conseqüències sobre els patrons de regeneració del bosc.

Madagascar

A aquesta illa hi trobem un tipus de relació planta-pol·linitzador única, i és l'existent entre una espècie d'arbre, el ravin-ala o arbre dels viatgers, *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) i un lèmur, el lèmur de collar, *Varecia variegata*, ambdós endèmics de Madagascar. L'arbre fa uns 30 m d'alçària i es troba per sota dels 1000 m, sobretot a l'est de l'illa i en llocs molt plujosos. Sembla ser que aquest arbre està especialitzat per la visita d'animals grans no voladors: té les inflorescències sota la copa les quals són molt accessibles als animals arborícoles, té flors grans protegides per unes bràcties que requereixen força per obrir-les, uns pistils a mena de 'varilles' que resisteixen el maneig del visitant, i una gran abundància de nèctar, amb una gran concentració de sucre que pot oferir al visitant durant una llarga estona. Els ecòlegs que han estudiat aquest sistema (Kress et al., 1994) han trobat que aquest lèmur visita consistentment i gairebé exclusivament les flors del ravin-ala, que transporta en el seu pèl grans quantitats de pol·len entre flors dins del mateix arbre i entre arbres diferents, que no destrueix les flors al cercar el nèctar -com fan altres espècies de lèmurs- i

que és bastant depenent del nèctar produït durant èpoques específiques de l'any. Aquests autors hipotetitzen que aquesta associació és arcaica, encara que creuen que no és coevolutiva: els lèmurs no depenen d'una única espècie de planta i la planta sembla ser visitada per altres animals en altres àrees. L'arbre ha estat introduït a les illes Maurici i Reunió, i també a Austràlia, i en aquests llocs és pol·linitzat per rates pinyades del gènere *Pteropus*.

Sussman i Raven (1978) hipotetitzaren que les relacions entre els mamífers no-voladors i les plantes han persistit en àrees del món on els visitants florals voladors, més recentment evolucionats, hi són absents o poc importants. En aquest sentit, Madagascar té sols tres espècies d'ocells i tres de rates pinyades que són nectarívores. Almenys dins de la família Strelitziaceae, aquest sistema de pol·linització planta-lèmur sembla ser molt antic. Els resultats d'anàlisis filogenètiques indiquen que *Ravenala* és el gènere més primitiu de la família i que probablement s'hauria originat al Cretaci. Els altres dos gèneres són pol·linitzats bé per ocells o bé per rates pinyades, posseint cada un dels gèneres els caràcters especialitzats (autopomorfies) per a cada tipus particular de pol·linització. Kress et al. (1994) suggereixen que els caràcters associats a la pol·linització pels lèmurs en *Ravenala* es varen originar al tàxon ancestral de la família. Els caràcters plesiomòrfics s'han mantingut al gènere *Ravenala* mentre que als dos gèneres derivats han aparegut caràcters més especialitzats per a la pol·linització. Sembla ser que els lèmurs es diversificaren a l'est d'Àfrica a principis o mitjans del Terciari, més o menys quan es va originar aquesta família de plantes. Alguns ancestres dels lèmurs o d'algun llinatge de mamífers primitiu, present a l'Àfrica durant el Cretaci tardà o principis del Terciari, haurien pogut ser els visitants florals dels tàxons ancestrals d'aquesta família. El sistema *Ravenala*-lèmur ha persistit en una regió aïllada geogràficament i que avui es manté molt empobrida en vertebrats voladors que van a les flors. Els altres dos gèneres han radiat en àrees on hi ha

molts ocells nectarívors (*Strelitzia* a l'Àfrica) o moltes rates pinyades nectarívores (*Phenakospermum* a Sudamèrica).

A part de *Ravenala*, a Madagascar s'hi troba una altra planta, una lleguminosa endèmica (*Strongylocodon craveniae*), que sembla estar adaptada també per a la pol·linització per lèmurs. Encara que les flors són també visitades per ocells i insectes, els únics pol·linitzadors eficaços per a la planta són aquests primats (Nilsson et al., 1993). Segons aquests autors, hi ha una bona colla de plantes amb caràcters morfològics i funcionals que evidencien una pol·linització per lèmurs. Aquests animals, a més, mengen fruits i actuen com a dispersors d'una llarga llista de plantes.

Hawaii

En aquestes illes se troben unes 850 espècies de plantes endèmiques, un 70% de les quals són pol·linitzades per insectes, mentre que un altre 18% (totes llenyoses) ho són per ocells. A més, gairebé la meitat de la flora produeix fruits carnosos, cosa que suggereix dispersió endozoòcora (Sakai et al., 1995).

Galápagos

Són també illes oceàniques que contenen unes 550 espècies de plantes amb flors. N'hi ha unes 250 d'endèmiques. S'hi troben quatre gèneres endèmics, tots de la família de les compostes, la més exitosa en dispersió a llarga distància. Comparat amb les Hawaii, aquest percentatge d'endemismes és relativament baix. Això i la proximitat d'aquests gèneres amb els del continent corroboren que aquestes illes són relativament recents. Les plantes compostes són les més abundants i, juntament amb els cactus, són les més interessants. Els grups amb poca capacitat de dispersió hi són poc abundants. La majoria d'espècies semblen haver arribat de Sudamèrica, i un menor nombre des de Mèxic i Amèrica central.

Hi ha pocs mamífers autòctons vivents (unes poques espècies de ratolins), i tant les iguanes del gènere *Conolophus* com les tortu-

gues gegants (*Geochelone* spp.) són les encarregades de dispersar les llavors de les cactàcies (Racine i Downhower, 1974; Christian et al., 1984). Aquestes cactàcies juguen un paper molt important a la comunitat, sobretot els gèneres *Cereus* (*C. thouarsii* i *C. nesioticus*) i *Opuntia* (*O. echios*, *O. megasperma*, *O. zacana*, etc.), essent les més abundants després de les compostes.

Aldabra

En aquesta illa, situada al nord-oest de Madagascar, hi ha també tortugues gegants, *Geochelone gigantea*, que dispersen les llavors de bastantes plantes (almenys 28 espècies de gramínees, herbes o plantes llenyoses; Hnatiuk, 1978). *G. gigantea*, segons aquest autor, hauria derivat d'un grup de Madagascar (extingit de l'illa fa uns 1100 anys) per migració ultramarina i, molt probablement, és la responsable de la introducció de gran part de la flora a Aldabra. Se sap que el temps de retenció del menjar en l'estómac d'una tortuga és més llarg que el requerit per flotar des de Madagascar a Aldabra.

Balears

En aquestes illes, i en totes les de la Mediterrània en general, hi ha un gran desconeixement de la biologia reproductiva de la flora, i per tant, no tenim la informació necessària de moment per poder afirmar si els mutualismes planta-animals hi juguen un paper important en l'estructura de les comunitats. De la flora total existent a Balears (unes 2230 espècies), aproximadament un 7% és endèmica, incloent subespècies i varietats, i un 90% d'aquests endemismes té flors vistoses, suggerint pol·linització entomòfila (encara que les dades de les que disposem fins ara indiquen que moltes d'aquestes són també pol·linitzades pel vent). La dispersió endozoòcora (producció de fruits carnosos) es dona sols en un 3% de la flora total i en un 8% dels endemismes.

Igual que a la majoria d'illes, a les Balears també es troben interaccions planta-animals interessants, com és el cas del mutua-

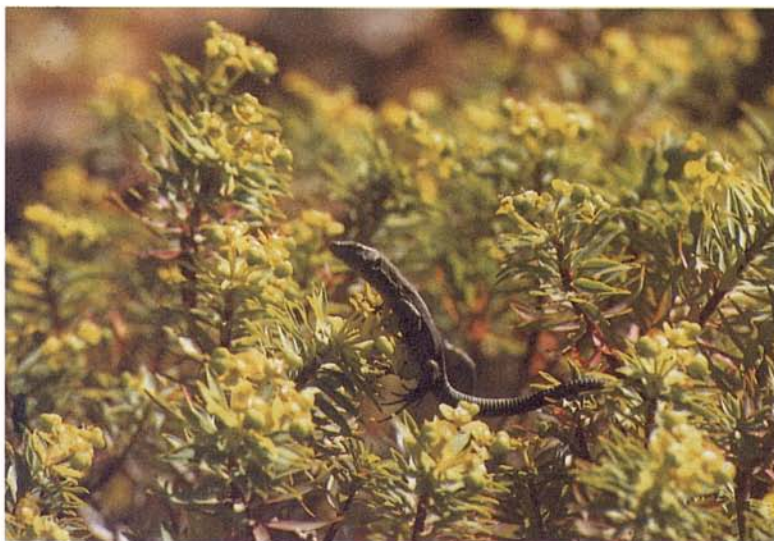


Figura 1. *Podarcis lilfordi* alimentant-se de nèctar de lletretra arbustiva (*Euphorbia dendroides*) a l'illa de Cabrera. Foto J. Vicens.

Figure 1. *Podarcis lilfordi* feeding on *Euphorbia dendroides* nectar in Cabrera. Photo J. Vicens.

lisme establert entre les sargantanes endèmiques del gènere *Podarcis* i un grup divers de plantes. Aquest mutualisme sembla ser important, almenys en algunes de les illes on la fauna és relativament pobra. Les dues espècies de sargantanes de les Balears, *Podarcis lilfordi* i *Podarcis pityusensis*, amb unes 40 subespècies presents en diferents illes i illots, tenen hàbits herbívors (Fig. 1) i s'ha trobat que intervien en la reproducció i dispersió d'una colla d'arbusts i herbàcies, com són: *Cneorum tricocon*, *Euphorbia dendroides*, *Euphorbia characeas*, *Ephedra fragilis*, *Rhamnus ludovici-salvatoris*, *Phillyrea* spp., *Juniperus phoenicea*, *Chritimum maritimum*, *Dracunculus muscivorus*, *Arum pictum* o *Arum italicum*, etc. (Traveset, 1995a; Sáez i Traveset, 1995; Pérez-Mellado i Casas, 1997; Traveset i Sáez, 1997; Traveset, in prep.).

Una de les interaccions planta-sargantana més interessants trobades fins ara sembla ser la que existeix amb l'olivella (*C. tricocon*), un arbust de la família de les Cneoràcies que té una distribució limitada a l'oest de la

Conca Mediterrània i que és moderadament comuna a les illes Balears, especialment dins la màquia costera (Fig. 2). Aquesta planta produeix unes drupes amb gran quantitat de polpa, de color vermell quan madura, i que, curiosament, no són consumides per ocells com caldria esperar pel seu aspecte extern (Traveset, 1995a). En canvi, tant *Podarcis lilfordi* a les Gimnèsies com *P. pityusensis* a Eivissa i Formentera consumeixen importants quantitats d'aquests fruits, actuant com a legítims dispersors, és a dir, defecant llavors completament intactes i capaces de germinar (Traveset, 1995a). A Mallorca i a Menorca, els marts (*Martes martes*) i en menor grau les genetes (*Genetta genetta*) són actualment els principals dispersors d'aquesta planta, encara que, com se sap, ambdós són carnívors que han estat introduïts per l'home i, per tant, llur interacció amb la planta és relativament recent. L'únic altre membre de la família Cneoraceae és *Neochamaelea pulverulenta*, arbust endèmic de les Canàries, el qual és dispersat per llagardaixos del gènere *Gallotia*



Figura 2. Olivella (*Cneorum tricoccon*) amb fruits madurs que són consumits per sargantanes i marts a les illes Balears.

Figure 2. *Cneorum tricoccon* mature fruits that are consumed by lizards and pine martens in the Balearic Islands.

(Valido i Nogales, 1994). Estem, doncs, davant d'una interacció que sembla ser molt antiga. L'olivella pertany al grup de plantes relictuals que evolucionaren durant el Terciari primerenc, sota unes condicions climàtiques tropicals (Raven, 1973). Per altra banda, els fòssils més antics de sargantanes trobats a Balears corresponen al Miocè Superior (Alcover et al., 1981), malgrat és possible que aquests rèptils estiguessin ja en aquestes illes des de molt abans (a la Península Ibèrica i a Europa, els fòssils més antics de lacèrtids són de l'Eocè; J. Barbadillo, com. pers.). No podem tampoc descartar el possible efecte de les tortugues gegants (*Cheirogaster* spp.) com a dispersores de l'olivella, i pot ser també d'altres plantes; fòssils de tortugues han estat trobats tant a Mallorca i Menorca com a Eivissa (Bour, 1985; Alcover, com. pers.). A Eivissa i a Menorca, s'han trobat fòssils de llavors d'olivella que corresponen al Pliopleistocè i que tenen una mida i estructura

molt semblant a les produïdes avui, cosa que indica que les pressions de selecció que han actuat sobre les característiques dels fruits han sigut molt dèbils durant molt temps i que això pot haver estat degut a una constància en el sistema de dispersió (Traveset, 1995a).

Conseqüències del trencament d'un mutualisme a les illes

El mutualisme entre dues espècies pot arribar a situacions crítiques quan un membre de la parella s'extingeix o redueix molt les seves poblacions. Aquesta situació és més fàcil que es doni a les illes que al continent degut a la menor quantitat d'espècies vegetals i animals. A continuació es presenten una sèrie d'exemples on es veu quines conseqüències ha tingut el trencament d'un mutualisme a diferents illes del món.

Els dodós de l'illa Maurici

El dodó (*Raphus cucullatus*), un ocell no-volador de gran mida, ja extingit degut a la caça pels exploradors cap al 1675, era un omnívor que menjava fruits i llavors i posseïa un pedrer molt musculós. Els fruits de l'arbre tambalacoque (*Calvaria major*, Sapotaceae) tenen una polpa molt carnosa i una llavor molt dura que no és digerida per cap dels frugívors indígenes actuals. A l'actualitat, els tambalacoques són rars i hi ha molt pocs arbres joves que creixin de forma natural. Les llavors rarament germinen a no ser que siguin descarificades. Temple (1977) hipotetitzà que els fruits d'aquest arbre tenien aquesta llavor indestruïble degut a la possible depredació pels dodós, i que aquests havien evolucionat aquest pedrer tan poc comú, plé de pedres, per poder menjar-se aquests fruits els quals eren tan abundants en aquells temps. Curiosament, indiots que han estat introduïts a l'illa trenquen i digereixen algunes llavors però també en passen intactes unes altres que germinen poc després de ser defecades. Aquest exemple tan típic de coevolució planta-dispersor ha estat posteriorment 'desmitificat' per uns ecòlegs (Witmer i Cheke, 1991), els quals han trobat arbres joves en altres hàbitats i que la llavor pot germinar quan algun animal, com pot ser un rosegador, consumeix la polpa que l'envolta, així eliminant els inhibidors de la germinació.

Els moes de Nova Zelanda

Els moes inclouen alguns dels ocells més grans que han existit mai (podien superar els 3 m d'alçària i pesaven entre 20 i 200 kg). Encara que el registre fòssil més antic data de fa uns dos milions d'anys, sembla que ja hi havia moes des de molt abans, segons estudis moleculars. Eren ocells herbívors que no haurien tingut cap mena de competència amb mamífers ni rèptils i llur únic depredador hauria estat l'àguila gegant de Nova Zelanda, *Harpagornis moorei*, també desapareguda. L'extinció dels moes va ser molt ràpida i fou deguda a l'arribada dels Polinesis a l'illa, fa uns 1000 anys (Cooper et al., 1993). Als seus pedrers fossilitzats s'hi han trobat, entre fulles

i branquetes, llavors de diverses espècies (Burrows et al., 1981) cosa que suggereix que les podrien haver dispersat, però malauradament això no es pot demostrar. S'està encara especulant molt sobre quin efecte varen tenir sobre la vegetació i si varen ser el factor de selecció principal sobre alguns caràcters de les plantes, com són la fenologia, la morfologia, la química de les fulles, etc.

Els polinesis descobriren Nova Zelanda fa uns mil anys, i durant els següents segles varen desacoblar la majoria de sistemes planta-herbívor. *Dinornis* és el gènere de moes del que hi ha més informació. Sembla ser que actuaven com a cèrvols, vaques o cabres i que llur sistema digestiu estava especialitzat de forma semblant per poder digerir lignina i cel·lulosa (Batcheler, 1989). Actualment, en la vegetació de Nova Zelanda la majoria de plantes caducifòlies i de plantes verinoses són de baixa mida, dominant sovint els primers estadis de la successió, les clarianes, els marges i la vegetació oberta. Això, segons Batcheler (1989), és consistent amb la hipòtesi de que el brosteig dels moes va constituir una força de selecció significativa.

L'ocell campana, el tui i el colom de l'illa Chatham

A l'illa Chatham, a l'est de Nova Zelanda, es troba una espècie d'arbre petit, el kowhai (*Sophora microphylla*), que sembla haver perdut els seus pol·linitzadors (Given, 1995). Les flors produeixen nèctar en abundància i segurament eren pol·linitzades per ocells-campana i per tuis. Degut a la fragmentació dels hàbitats que ha tingut lloc després de l'establiment dels europeus durant el segle XIX, amb la conseqüent gran extinció d'ocells, tant l'ocell campana com el tui estan probablement extingits o molt amenaçats. En aquest illa no hi ha hagut cap substitució efectiva i el que es troba és una molt més baixa producció de llavors en aquesta planta que al continent. La poca producció de llavors sembla deguda a uns nivells variables d'autofecundació. Segurament, en aquestes condicions, hi ha una selecció en contra de la auto-

incompatibilitat, encara que la proporció de plantes autocompatibles trobada actualment és molt baixa en algunes poblacions de l'illa. A l'illa Chatham també es troba una espècie de palmera, *Rophalostylis*, que produeix grans quantitats de flors i de llavors, les quals són dispersades principalment pel colom *Hemiphaga novaeseelandiae*, actualment en perill d'extinció en aquesta illa. Els opòssums introduïts d' Austràlia han substituït en part als coloms, però el seu efecte positiu és limitat, sobretot perquè tenen dificultat en enfilarse per la palmera. El resultat és una gran manca de plantes joves d'aquesta espècie (Given, 1995).

Els drepanidinins i còrvids a les Hawaii

Alguns dels ocells nectarívors drepanidinins i còrvids, actualment descomparats d'aquestes illes, eren les úniques pol·linitzadores d'almenys una espècie de liana (*Freycinetia arborea*). Semblar ser que aquesta espècie es va salvar de l'extinció degut a la introducció, el 1929, de *Zosterops japonica*, un ocell que actua com a pol·linitzador de la planta (Cox, 1983).

Els llagardaixos de les Canàries

La desaparició d'algunes espècies de *Gallotia* en algunes de les illes on habitava ha representat un factor de selecció per a la mida dels fruits de *Neochamalea pulverulenta*, una de les espècies dispersades per aquest rèptil. Recentment, s'ha trobat que els fruits de mida gran d'aquesta planta, i que eren consumits per llagardaixos de mida gran -actualment descomparats- es queden sense ser dispersats (Nogales, ms).

Les sargantanes de les Balears

La desaparició de *P. lilfordi* de Mallorca i Menorca, juntament amb la introducció de carnívors, ha fet segurament canviar la distribució i abundància de *C. tricoccon* (i potser també d'altres espècies) en aquestes illes, especialment a la primera. Les sargantanes, segons el registre fòssil, no es

trobaven per sobre dels 500 m s.n.m., i per tant, la planta devia trobar-se sobretot per sota d'aquesta altitud. Han estat probablement els carnívors qui l'han desplaçat a localitats més elevades (Traveset, 1995a).

L'efecte de les introduccions d'espècies exòtiques

Des de fa molt temps se sap que les introduccions d'espècies a les illes tenen un efecte desproporcionadament més gran que al continent. Pel que aquí ens concerneix, cal dir que la introducció d'alguns animals a les illes pot afectar molt negativament a les plantes natives, ja que poden desplaçar els pol·linitzadors o dispersors nadius i així disminuir l'èxit reproductiu de les plantes al ser menys efectius. A les Illes Solomon, per exemple, les formigues natives i les introduïdes són diferentment efectives en atacar els hemípters que s'alimenten de la palmera dels cocos (*Cocos nucifera*): *Iridomyrmex* i *Pheidole* (introduïdes) no defensen la palmera dels herbívors com ho fan les natives *Oecophylla* i *Anoplolepis* (Greenblade, 1971). Per altra banda, un animal introduït que consumeixi fruits i faci de dispersor de llavors pot afavorir la invasió d'un ecosistema natiu per una planta aliena, que d'una altra manera ho tendria difícil per establir-s'hi. Per exemple, a les Hawaii, la introducció d'ocells i mamífers dispersors de llavors (com el mateix porc assilvestrat) ha provocat la invasió d'algunes plantes a les àrees de bosc prísti. Una interacció semblant s'ha observat a les Galápagos entre el bestiar boví i la guava (*Psidium guajava*) (Given, 1995). Aquestes interaccions entre les plantes alienes i els animals il·lustren bé la necessitat de controlar la introducció d'animals exòtics si volem protegir els ecosistemes nadius. També es pot donar el cas de que sigui un animal natiu el que afavoreix l'expansió de la planta aliena si aquesta ofereix els recursos adequats. En alguns casos, un animal introduït pot tenir un efecte positiu per a plantes natives i reem-

plaçar a un animal mutualista natiu que ha desaparegut. Aquest és el cas dels carnívors a Balears que dispersen efectivament les llavors de *Cneorum tricoccon*, o el cas de *Freycinetia arborea* (Pandanaeae) a les illes Hawaii, un dels pocs exemples d'una espècie indígena que experimenta un canvi absolut passant de tenir un pol·linitzador endèmic a un introduït (Cox, 1983).

És possiblement a les Hawaii on hi deu haver hagut un major nombre de mutualismes 'trencats' o a punt de fer-ho. Les introduccions d'espècies han estat enormes (unes 4600 espècies vegetals, al menys 17 espècies de mamífers, i més de 50 espècies d'ocells) i, a més, la destrucció de l'hàbitat, degut sobretot a la deforestació i als focs, ha fet desaparèixer moltes espècies endèmiques. Igualment, la gran destrucció dels ecosistemes que està tenint lloc a Madagascar o a moltes illes del Pacífic està, sens dubte, interferint amb molts mutualismes, i no sols fent desaparèixer espècies si no també interaccions que han estat evolucionant -potser coevolucionant- milions i milions d'anys.

Son les relacions de dependència més fortes a les illes que al continent?

La coevolució entre parelles d'espècies, definida com a evolució recíproca simultània (Janzen, 1980), és teòricament possible, però és improbable en comunitats riques en espècies on molts d'animals seleccionen caràcters de les flors i dels fruits i on moltes plantes influeixen les "fitness" dels seus animals mutualistes (Howe i Westley, 1988). Aquests autors es plantejen la possibilitat de que els canvis coevolutius siguin més probables en comunitats més 'depauperades' o en hàbitats amb poques espècies. Relacions obligades entre plantes i animals no simbiòtics als deserts, altes muntanyes o illes suggereixen que la coevolució entre dues espècies podria tenir lloc on la baixa diversitat d'espècies promou una forta interacció entre elles. Alguns exemples, com són les flors del gènere

Lobelia i els ocells drepanidins de les Hawaii que s'alimenten del seu nèctar, les flors del gènere *Gilia* a les muntanyes de Califòrnia que adapten una forma diferent depenent de quina és la espècie de pol·linitzador que les visita, o el cas del dodó i l'arbre del tambalacoque a l'illa Maurici podrien ser casos de coevolució específica, però no es pot dir amb absoluta certesa.

Howe i Westley (1988) consideren aquesta co-evolució entre dues espècies com a possible generadora de nous caràcters de les plantes i dels animals que després s'identifiquen com a relacions 'difuses'. Això es podria donar en el cas que una interacció coevolutiva que es doni a un lloc geogràficament aïllat en un moment donat s'expandeixi (per exemple, degut a un canvi climàtic) i la planta s'estengui a àrees on hi ha altres pol·linitzadors/dispersors 'semblants' al que inicialment ha co-evolucionat amb ella. És quan es parla de la 'co-evolució difusa'. No obstant, l'escenari alternatiu d'un 'reemplaçament ecològic' de conjunts de plantes i animals, sense canvi evolutiu, no es pot excloure en molts casos. Alguns caràcters poden evolucionar en una o poques espècies en comunitats pobres i després estendre-se quan aquestes espècies, ja pre-adaptades, interaccionen amb unes altres. De fet, l'estabilitat en els arbusts i en els arbres durant decenes de milions d'anys, comparada amb la successió ràpida en les espècies d'ocells i mamífers, dona suport a la idea de que hi ha hagut un tal reemplaçament d'espècies animals que interactuen amb els arbres i arbustos. Aquesta hipòtesi dona una possible explicació a les associacions actuals; no obstant, no en dona als orígens dels caràcters que han fet possibles aquestes associacions.

El "co-" en co-evolució és difícil de documentar, i especialment més difícil entre mutualistes no simbiòtics que entre patògens -o insectes molt especialitzats- i els seus hostes, perquè la selecció entre mutualistes sovint sembla ser dèbil, intermitent i confosa degut a les altres interaccions. Es necessita mostrar aquests canvis evolutius recíprocs en grups de

plantes i d'animals que les visiten. Per ara tenim molt pocs casos on adaptacions de la morfologia de les flors es poden 'acoplar' amb adaptacions del comportament, sensibles, o morfològiques dels pol·linitzadors. Això, sens dubte, és un repte per al futur.

Els resultats d'estudis de plantes pol·linitzades per colibrís donen suport a la predicció de que les plantes generalistes estan menys afectades per una reducció en la diversitat de pol·linitzadors que les plantes especialitzades (Linhart i Feinsinger, 1980). No obstant, hi ha encara pocs estudis fets sobre aquest tema per saber si això és generalitzable. Una reducció en la pol·linització pot tenir un impacte petit sobre la dinàmica de poblacions de la planta, per exemple, si la producció de fruits està més limitada pels recursos que pel pol·len (Horvitz i Schemske, 1988). Segons quina sigui la causa d'alteració de l'hàbitat, el conjunt sencer de mutualistes pot desaparèixer o llur poblacions es poden veure dràsticament mermades.

Per avaluar el risc d'extinció d'una planta que ha perdut els seus animals mutualistes s'han de considerar almenys tres factors (Bond, 1994):

a) la probabilitat de que el mutualisme es trenqui (es necessiten estudis de camp per determinar l'especificitat en la pol·linització i en la dispersió)

b) el grau de dependència reproductiva del mutualisme (veure si aquest és obligat o facultatiu). La dependència serà total en plantes diòiques, no anemòfiles i autoincompatibles.

c) la importància de les llavors en la demografia de la planta. El trencament del mutualisme pot conduir a l'extinció de la planta sols en aquells casos en que les poblacions estan limitades per llavors. Per això cal conèixer: (1) si la planta es propaga vegetativament, (2) la longevitat de la planta, i (3) la capacitat de rebrotar després d'una pertorbació com pot ser incendi o un huracà. També cal determinar la importància ecològica de la mortalitat de llavors i plàntules per a la població.

Als ecosistemes mediterranis, en general, es disposa encara de molt poca informació sobre pol·linitzadors, sistemes de reproducció i dependència demogràfica de les llavors. A les Balears, en particular, no arriben a 50 les espècies de les que s'ha estudiat la biologia reproductiva. Amb les dades que tenim fins ara (veure taula 2), sembla ser que els endèmics no s'autofecunden en la mateixa proporció amb que ho fan les plantes no-endèmiques i que, per tant, podrien tenir una major dependència dels pol·linitzadors. No obstant, la majoria de plantes, endèmiques o no, no depenen exclusivament dels insectes per a llur pol·linització, sinó que també són, en menor o major grau, anemòfiles. De les dues espècies que són pol·linitzades únicament per insectes i que no poden autofecundar-se (taula 2), sols una (*Dorycnium pentaphyllum*) podria estar limitada per la producció de llavors, al no tenir capacitat de reproduir-se asexualment. Pot ser el cas més clar d'espècie amb un alt perill d'extinció és *Daphne rodriguezii* (Thymelaeaceae), un arbust endèmic de Menorca, pol·linitzat, aparentment, per una única espècie de falena, amb un nivell d'anemofília molt baix, incapaç de reproduir-se asexualment i que té dispersió endozoòcora (el seu principal dispersor sembla ser la sargantana *P. lilfordi*, descompareguda a l'illa). De fet, actualment existeixen molt poques poblacions d'aquesta planta (a Menorca i a l'illot d'en Colom), i contenen un nombre baix d'individus.

En les espècies que s'han estudiat a Balears s'han trobat, en total, prop d'un centenar d'espècies de visitants florals, la gran majoria de l'ordre dels himenòpters (43%) seguit de dípters (32%), i amb una proporció menor de coleòpters i lepidòpters (12% de cada un d'aquests grups) (Traveset, dades no publ.). Malgrat algunes d'aquestes espècies s'han trobat sols en una espècie de planta, no se sap de moment el grau d'especificitat en els pol·linitzadors.

Endèmiques (21)	Autofecundació (6)	Entomofília 2 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 4
	No-autofecundació (15)	Entomofília 3 Anemofília 1 Entomol.+Anemof. 11
No-endèmiques (26)	Autofecundació (15)	Entomofília 2 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 13
	No-autofecundació (11)	Entomofília 3 Anemofília 0 Entomol.+Anemof. 8

Taula 2. Nombre d'espècies vegetals de les Illes Balears de les quals es coneix el sistema de pol·linització (dades de Tébar, 1992; Gil, 1994; Traveset, 1995; Traveset i Sáez 1997).

Table 2. Number of plant species of the Balearic Islands for which the pollination systems is known (data from Tébar, 1992; Gil, 1994; Traveset, 1995; Traveset and Sáez 1997).

Sistemes de reproducció de les plantes a les illes. Com evitar la dependència dels animals per part de les plantes?

Una de les preguntes que es plantejen en l'estudi de la biologia reproductiva de les plantes a les illes és si els sistemes reproductius i la biologia de pol·linització difereixen del continent i per què.

Alguns autors han documentat que a les illes oceàniques hi ha una baixa representació de flors de colors brillants, tubulars i zigomorfs, mentre que hi ha una alta freqüència de flors petites, no vistoses i amb forma de

bol (Carlquist, 1974). Això es veu molt clarament a les flors d'Austràlia i de Nova Zelanda (Webb i Kelly, 1993), encara que no es coneix quina és la contribució de la flora autòctona vs. l'al·lòctona a aquestes característiques. Inoue et al. (1996), estudiant el gènere *Campanula*, també troben que hi ha una selecció exercida pels pol·linitzadors que manté variació en la mida de les flors i argumenten que aquestes a les illes són més petites i són visitades per insectes d'una mida més petita que al continent.

S'han proposat diverses hipòtesis adaptatives sobre els beneficis d'una pol·linització

pel vent a les illes: (1) independència dels pol·linitzadors, (2) almenys a algunes illes, els vents forts fan que la pol·linització per animals no sigui favorable, i (3) una major dispersió del pol·len i beneficis de la xenogàmia. No obstant, abans de provar aquestes hipòtesis, necessitem tenir evidència de que la pol·linització pel vent és més freqüent a les illes que al continent. Tenim poques dades del grau d'anemofília a illes, i en totes, aquest és relativament baix: un 20% de la flora a les Hawaii (Sakai et al., 1995), un 29% a Nova Zelanda, i un 34% a l'illa de Juan Fernández (Ehrendorfer, 1979). A les Galápagos, són també pocs els tàxons pol·linitzats pel vent (McMullen, 1987). A les Balears, no coneixem quina proporció del total de plantes és pol·linitzada pel vent. Considerant únicament els endemismes, es veu que un 26% tenen flors de mida molt petita i almenys un 10% tenen flors no vistoses (Soler i Rita, dades no publ.), cosa que suggereix pol·linització anemòfila. També es necessiten més estudis per entendre els processos microevolutius responsables de l'evolució de la pol·linització pel vent a partir de la pol·linització pels animals. Això es veu, per exemple, en el gènere *Rhadinodendron* (Compositae) a l'illa de Juan Fernández, en *Phyllis* i *Plocama* (Rubiaceae) a les Canàries, o en *Coprosma* (Rubiaceae) a Nova Zelanda (Ehrendorfer, 1979).

Hi ha dues qüestions centrals en l'estudi de l'evolució dels sistemes reproductius de les plantes: (1) forces evolutives responsables de l'autogàmia *versus* la xenogàmia i (2) selecció de sexes junts *versus* sexes separats.

Evolució de l'autogàmia

Segons Baker (1955), les plantes hermafrodites i auto-compatibles que poden reproduir-se a partir d'un individu fundador estan millor preadaptades per a la colonització de les illes que les diòiques (sexes separats en diferents peus), les que obligatòriament s'han de creuar (dimòrfiques en general) o les auto-incompatibles, ja que aquestes necessiten almenys dos individus per a tenir progènie. Aquesta predicció -anomenada regla de

Baker-, però, encara està per confirmar en moltes flors insulars. Les flors de Nova Zelanda (Webb i Kelly, 1993), Hawaii (Carr et al., 1986) i Galápagos (McMullen, 1987) són deficitàries en sistemes d'incompatibilitats (homo- o heteromòrfiques) respecte a les del continent d'origen. A les Balears, de les 156 espècies considerades endèmiques o amb una distribució microareal (excloent els *Limonium*, gènere molt complex encara amb un nombre desconegut d'espècies), la gran majoria (prop del 90%) tenen flors hermafrodites, encara que no se sap de moment quina fracció d'aquestes tenen algun sistema de dimorfisme o d'incompatibilitat. S'ha vist que la gran majoria de les que s'ha estudiat el sistema reproductiu (47 espècies) són auto-compatibles. Només 7 espècies (15%) no ho són, 5 de les quals són endèmiques.

Alguns gèneres s'autofecunden a les illes però no al continent del que provenen. Tal sembla ser el cas de *Nigella* (Ranunculaceae) a les illes del mar Egeu (Strid, 1969), el de *Cyrtandra* (Gesneriaceae) a les illes del Pacífic, *Galium* (Rubiaceae) a Austràlia, o *Lycopersicon* (Solanaceae) a les Galápagos (vegeu Ehrendorfer, 1979). La transició a l'autogàmia ha permès a alguns gèneres d'angiospermes com *Limonium*, *Primula* i *Armeria*, entre altres, i a pteridòfits com *Pteridium aquilinum*, establir-se a diferents illes (Ehrendorfer, 1979), i sembla ser que es dona en condicions de manca de pol·linitzadors (veure, per exemple, Galen 1989; Washitani, 1996). *Fuchsia magellanica* (Onagraceae) a l'illa de Terra del Foc ha establert unes poblacions que tenen un grau d'autogàmia més gran que al continent, probablement seleccionat per l'escassetat de pol·linitzadors (colibrís) en l'àrea (Traveset et al., 1998). Igualment, un estudi recent sobre *Paeonia cambessedessi* a les Balears (Fig. 3) mostra que el grau d'autofecundació és d'un 20% (Traveset, en prep.) mentre que el de *Paeonia broteroi* (al sud de la Península Ibèrica) és sols d'un 5% (Sánchez-Lafuente, dades no publ.).



Figura 3. Pol·linitzador de *Paeonia cambessedessi* al Jardí Botànic de Sòller (Mallorca). A les illes, les peònies semblen tenir un grau d'autogàmia més elevat que al continent.
Figure 3. Pollinator of *Paeonia cambessedessi* in the Botanical Garden of Sòller (Mallorca). On islands, the paeonias appear to have higher rates of autogamy than on mainland.

En altres grups, la dioècia ha descompartegut a les illes. És el cas de *Fragaria chiloensis* (Rosaceae) a les Hawaii o el de *Coprosma pumila* (Rubiaceae) de Nova Zelanda a l'illa Macquarie. Altres gèneres, però, han pogut mantenir els sexes en peus separats; per exemple, *Antidesma*, *Drypetes* (Euphorbiaceae), *Cocculus* (Menispermaceae), *Eurya* (Theaceae), *Pisonia* (Nyctaginaceae) i *Rhamnus* (Rhamnaceae) (Ehrendorfer, 1979).

Evolució de la xenogàmia

Alguns estudis recents sobre tàxons insulars que s'autofecunden parcialment han demostrat que hi ha una considerable 'depressió endogàmica' (Sakai et al., 1989; Belaousoff i Shore, 1995; Schultz i Ganders, 1996). L'estudi dels mecanismes per evitar l'autofecundació és un tema dominant en biologia reproductiva de plantes a les illes (Carlquist, 1974; Ehrendorfer, 1979;

Thomson i Barrett, 1981; veure revisió a Traveset, 1998). Alguns d'aquests mecanismes són els següents:

a) pol·linització pel vent. Aquest fa que el flux genètic entre individus augmenti.

b) caràcters florals com l'herkogàmia o la dicogàmia (separació en l'espai o en el temps de les funcions sexuals, respectivament).

c) canvis en el sistema reproductiu (tendència a separar els sexes en diferents peus: evolució de dioècia, ginodioècia, etc.). Un cop una espècie de planta està establerta a una illa, més que el canvi cap a un sistema incompatible, el més senzill, en termes genètics, és separar els sexes en diferents individus (Ehrendorfer, 1979). Diversos exemples han estat documentats per Baker (1967) i per Carlquist (1974): mentre que la flora d'immigrants a Hawaii contenia, aparentment, un 3,7% de dioïcisme, la flora actual en conté un 27,7% (i un altre 3% és gino- o poligamo-



Figura 4. Flors d'aladern de fulla estreta (*Phillyrea angustifolia*) de l'illa de Mallorca. Mentre que a la Península Ibèrica l'androdioècia és només morfològica, a les illes Balears és també funcional.

Figure 4. Flowers of *Phillyrea angustifolia* from Mallorca. In the Iberian Peninsula the androdioecy of this plant is only morphological, but in the Balearic Islands is also functional.

diòica), en contrast amb Califòrnia que en té un 2,6%. La flora de Nova Zelanda també té una alta proporció (13,5%) de plantes diòiques, comparada amb la del SW d' Austràlia (4,4%). En alguns tàxons com *Ameria maritima* a Hawaii (Baker, 1966), *Cyrtandra*, *Styphelia*, *Charpentiera* a les illes del Pacífic (Carlquist, 1974), o *Fuchsia* a Nova Zelanda (Godley, 1955) s'ha documentat una tendència cap a la ginodioècia o a la dioècia. En general, la proporció d'espècies diòiques a àrees continentals rarament excedeix el 3%, mentre que sovint sobrepassa el 10% a les flors insulars (Eliasson, 1995).

A Balears tenim un exemple que suggereix una tendència cap a la dioècia. És el cas de l'aladern (*Phillyrea*, Oleaceae; Fig. 4). Mentre que a la Península Ibèrica mostra una androdioècia (flors masculines i flors hermafrodites en diferents peus) només morfològica, a les poblacions illenques aquesta és funcional, i el pol·len dels individus mascles és

més fèrtil que el pol·len dels hermafrodites (Traveset, 1994). La proporció d'espècies de la floral total de Balears que són diòiques és aproximadament d'un 3%. De la flora endèmica, sols 4 espècies (2,6%) tenen sexes separats. No existeixen dades publicades de les altres illes mediterrànies.

Pèrdua de dispersabilitat

Una vegada una espècie està establerta a una illa, també pot haver-hi una selecció a favor de la pèrdua d'alguns caràcters que l'han permès establir-s'hi i d'un millor 'equipament' de nutrients per sobreviure en condicions adverses (de competència amb altres espècies per exemple) i per poder-s'hi expandir. Així, en alguns gèneres de pteridòfits (per exemple, en *Athyrium*, *Pteris*) s'observa un augment en la mida de les espores. En algunes fanerògames com en *Bidens* (Heliantheae) a les illes del Pacífic, o en les endèmiques

Dubautia, *Wilkesia* i *Argyroxiphium* de les Hawaii (Ehrendorfer, 1979), es registra un augment dels fruits i llavors (Carlquist, 1974), així com una pèrdua de pèls adherents, punxes o ganxos, especialitzats per a l'epizooecia. També es pot perdre la capacitat de flotar de fruits i llavors, com s'ha vist en *Erythrina* (Leguminosae) a les illes del Pacífic, en algunes espècies d'*Acacia* que han arribat a les Hawaii i a les Maurici, i en algunes del gènere *Sophora* que han colonitzat les Chatham, Reunió, Gough, etc. (veure Ehrendorfer, 1979). La tendència d'algunes espècies a incrementar la mida dels fruits i llavors s'ha trobat als gèneres *Alectryon* (Sapindaceae), *Fagara* (Rutaceae) i *Tetraplasandra* (Araliaceae), endèmics de Hawaii, i sembla estar relacionada amb la tendència a la invasió d'hàbitats forestals. El cas més espectacular el trobem a les Seychelles amb el fruit de la palmera endèmica *Lodoicea maldivica* (coco-de-mer). Encara que floti, l'aigua de mar mata la llavor. Aquesta palmera creix molt lentament, viu més de cent anys i no floreix fins que en té almenys 30. A l'igual que els fruits, les seves flors i fulles també són enormes.

Conservació d'interaccions ecològiques i evolutives a les illes

Si tenim en compte que la reproducció és vital per a la supervivència de les espècies, la dependència d'algunes flors endèmiques insulars d'uns pocs pol·linitzadors o dispersors suggereix que aquests poden ser crucials per a la preservació i manteniment de la biodiversitat (veure, per exemple, revisió en Kearns i Inouye, 1997). A les illes, i sobretot a les més antigues, la taxa d'endemismes sol ésser alta i en elles s'ha originat una gran varietat d'interaccions molt peculiars. És, doncs, evident que no n'hi prou en preservar la diversitat genètica i el potencial evolutiu, si no que també cal conservar els sistemes i processos que ja existeixen i que han vingut evolucionant durant milers d'anys.

En qualsevol programa de conservació, és necessari incorporar l'estudi i la facilitació de les interaccions mutualistes. Mantenir i propagar col·leccions vives de plantes per a una posterior reintroducció no funcionarà si no preservem també llur fauna associada. Una qüestió important que cal considerar és si el reemplaçament o substitució d'espècies (les quals poden ser exòtiques) pot mantenir una relació mutualista un cop un dels membres de la parella ha desaparegut. El reemplaçament s'ha trobat en algunes illes (vegeu, per exemple, Cox, 1983; Ware i Compton, 1992; Traveset, 1995a), però els exemples encara són pocs. Cal també posar un èmfasi més gran en l'estudi de les interaccions d'alt ordre, examinant l'efecte dels depredadors i dels paràsits que afecten als mutualismes (referències en Given, 1995). Amb cada espècie vegetal que se'n va, se'n poden també anar o reduir molt llurs densitats, altres espècies que viuen associades a ella (insectes, plantes paràsites, etc.), i per tant, la biodiversitat total d'un àrea es pot veure molt afectada. És quan es parla de "cascada d'extincions".

A la Mediterrània, en particular, les illes grans han funcionat com a reservori de flors del Terciari medi, servint-los-hi de refugi del les fluctuacions climàtiques del Pleistocè i dels canvis produïts a les franjes de vegetació, i en elles s'hi troba una taxa d'endemismes relativament alta. En aquestes illes grans, afortunadament, encara no hi ha hagut una gran pèrdua d'espècies endèmiques, encara que sí n'hi ha hagut de les no-endèmiques (Greuter, 1995). La vulnerabilitat de les flors és bastant major en les illes de mida petita i en les illes volcàniques aïllades.

Les illes s'han considerat sempre com a laboratoris d'evolució. Però, a més, constitueixen museus on no sols hi trobem una fauna i una flora única (les "obres d'art") si no també un conjunt d'interaccions tant ecològiques com evolutives que fan aquests museus encara més valuosos, i així, més mereixedors d'ésser preservats.

Agraïments

Agraïxo al Dr Josep Antoni Alcover l'haver-me convidat a participar en aquest Cicle de Conferències sobre Ecologia Insular, així com per també haver aportat valuosos comentaris al manuscrit. Aquest treball s'enmarca dins els projectes AMB96-0843 i PB97-0860, finançats per la CICYT i per la DGICYT, respectivament.

Bibliografia

- Alcover, J. A., Moyà-Solà, S. i Pons-Moyà, J. 1981. Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats Fòssils del Plio-Quaternari de les Balears i Pitiuses. *Mon. Cien., Ed. Moll*, 1: 1-260. Palma de Mallorca.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9: 347-349.
- Baker, H. G. 1966. The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. I. Plumbaginaceae. *Evolution*, 20: 349-368.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's law – as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Barrett, S. C. H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 35: 725-733.
- Batcheler, C. L. 1989. Moa browsing and vegetation formations, with particular reference to deciduous and poisonous plants. *New Zealand J. Ecol.*, 12: 57-65.
- Belaoussoff, S. i Shore, J. S. 1995. Floral correlated and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution*, 49: 545-556.
- Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 344: 83-90.
- Bour, R. 1985. Una nova tortuga terrestre del Pleistocè d'Eivissa: la tortuga de la cova de Ca Na Reia. *Endins*, 10-11: 57-62.
- Burrows, C. J., McCulloch, B. i Trotter, M. M. 1981. The diet of moes based on gizzard contents samples from Pyramid Valley, North Canterbury, and Scaifes Lagoon, Lake Wanaka, Otago. *Records of the Canterbury Museum*, 9: 309-336.
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- Carr, G. D., Powell, E. A. i Kyhos, D. W. 1986. Self-incompatibility in the Hawaiian Madiinae (Compositae): An exception to Baker's Rule. *Evolution*, 40: 430-434.
- Christian, K. A., Tracy, C. R. i Porter, W. P. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. *Herpetologica*, 40: 205-212.
- Clout, M. N. i Hay, J. R. 1989. The importance of birds as browsers, pollinators and seed dispersers in New Zealand forests. *New Zealand J. Ecol.*, 12: 27-33.
- Cooper, A., Atkinson, I. A. E., Lee, W. G. i Worthy, T. H. 1993. Evolution of the moa and their effect on the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 433-437.
- Cox, P. A. 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the icie, *Freyinetia arborea*. *Oikos*, 41: 195-199.
- Cox, P. A., Elmqvist, T., Pierson, E. D. i Rainey, W. E. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology*. 5: 448-454.
- Cox, P. A., Elmqvist, T., Pierson, E. D. i Rainey, W. E. 1992. Flying foxes as pollinators and seed dispersers in Pacific island ecosystems. *Biological Report*, 90: 18-23.
- Ehrendorfer, F. 1979. Reproductive biology of plants. In Bramwell, D. (ed.), "Plants and islands": 293-306 Academic Press, London.
- Eliasson, U. 1995. Patterns of diversity in island plants. In Vitousek P. M., Loope L. L. i Adersen H. (eds.), "Islands.

- Biological diversity and ecosystem function*": 35-50. Springer Verlag, Berlin
- Feinsinger, P., Wolfe, J. A. i Swarm, L. A. 1982. Island ecology: reduced hummingbird diversity and the pollination biology of plants, Trinidad and Tobago, West Indies. *Ecology*, 63: 494-506.
- Fujita, M. S. i Tuttle, M. D. 1991. Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): Threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology*, 5: 455-463.
- Galen, C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43: 882-890.
- Gil, L. 1994. *Biologia reproductiva de la flora litoral de Balears. Dunas y roques marítims*. Tesi Doctoral, Universitat de les Illes Balears.
- Given, D. R. 1995. Biological diversity and the maintenance of mutualisms. In Vitousek P. M., Loope L. L. and Adersen H. (eds.), "Islands. Biological diversity and ecosystem function": 149-162. Springer Verlag, Berlin.
- Godley, E. J. 1955. Breeding systems in New Zealand plants. I. *Fuchsia*. *Ann. Bot. N.S.*, 19: 138-151.
- Greenslade, P. J. M. 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. *J. Appl. Ecol.*, 8: 323-352.
- Greuter, W. 1995. Origin and peculiarities of Mediterranean island floras. *Ecologia Mediterranea*, 21: 1-10.
- Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- Herrera, C. M. 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 95-125.
- Hnatiuk, S. H. 1978. Plant dispersal by the Aldabran Giant Tortoise, *Geochelone gigantea* (Schweigger). *Oecologia*, 36: 345-350.
- Horvitz, C. C. i Schemske, D. W. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology*, 69: 200-206.
- Howarth, F. G. i Mull, W. P. 1992. *Hawaiian insects and their kin*. Univ. Hawaii Press, Honolulu.
- Howe, H. F. i Westley, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford Univ. Press, New York.
- Inoue, K., Maki, M. i Masuda, M. 1996. Evolution of Campanula flowers in relation to insect pollinators on Islands. In Lloyd D. G. i Barrett S. C. H (eds.), "Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants": 377-400. Chapman i Hall, New York.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution?. *Evolution*, 34: 611-612.
- Jennersten, O. 1988. Pollination of *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2: 359-366.
- Jordano, P. 1992. Fruits and Frugivory. In Fenner, M. (ed.) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities": 105-156. CAB International, Wallingford.
- Kearns, C. A. i Inouye, D. W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience*, 47: 297-307.
- Kress, W. J., Schatz, G. E., Andrianifahanana, M. i Simons Morland, H. 1994. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system. *Amer. J. Bot.*, 81: 542-551.
- Ladley, J. J. i Kelly, D. 1995. Explosive New Zealand mistletoe. *Nature*, 378: 766.
- Linhart, Y. B. and Feinsinger, P. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology*, 68: 745-760.

- Lloyd, D. G. 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *N. Z. J. Bot.*, 23: 707-722.
- Marshall, A. G. 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zool. J. Linn. Soc.*, 83: 351-369.
- Mayr, E. 1967.- The challenge of island faunas. *Australian Natural History*, 15: 359-374.
- McMullen, C. K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *Am. J. Bot.*, 74: 1694-1705.
- Moermond, T. C. i Denslow, J. S. 1985 Neotropical frugivores: the influence of nutrition, behavior and morphology on fruit choice. In Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S. i Buckley, F. G. (eds.) "*Neotropical Ornithology*". *Ornithological Monographs*, 36: 865-897. American Ornithologists' Union. Washington, D. C.
- Murray, K. G., Russell, S., Picone, C. M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. i Kuhlmann, M. L. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75: 989-994.
- Nilsson, L. A., Rabakonandrianina, E., Pettersson, B. i Grünmeier, R. 1993. Lemur pollination in the Malagasy rainforest liana *Strongylodon craveniae* (Leguminosae). *Evolutionary Trends in Plants*, 7: 49-56.
- Nogales, M. 1998. Some ecological implications of the broadening habitat and trophic niche of terrestrial vertebrates in the Canary islands. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 6.
- Nogales, M., Delgado, J. D. i Medina, F. M. 1998. Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) seeds: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canarias). *J. Ecology*, 86: 866-871.
- Pérez-Mellado, V. i Casas, J. L. 1997. Pollinization by a lizard on a Mediterranean island. *Copeia*, 1997: 593-595.
- Pratt, T. K. i Stiles, E. W. 1985. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. *Biotropica*, 17: 314-421.
- Racine, C. H. i Downhower, J. F. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica*, 6: 175-186.
- Raven, P. 1973. The evolution of Mediterranean floras. In Di Castri, F. i Mooney, H. A. (eds.), "*Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*". Springer-Verlag, Berlin.
- Sáez, E. i Traveset, A. 1995. Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetological Review*, 26: 121-123.
- Sakai, A. K., Karoly, K. i Weller, S. G. 1989. Inbreeding depression in *Schiedea globosa* and *S. salicaria* (Caryophyllaceae), subdioecious and gynodioecious Hawaiian species. *Am. J. Bot.*, 76: 437-444.
- Sakai, A. K., Wagner, W. L., Ferguson, D. M. i Herbst, D. R. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology*, 76: 2530-2543.
- Schultz, S. T. i Ganders, F. R. 1996. Evolution of unisexuality in the Hawaiian Islands: a test of microevolutionary theory. *Evolution*, 50: 842-855.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 13-29.
- Sporne, K. R. 1965. *The morphology of Gymnosperms: the structure and evolution of primitive seed-plants*. Hutchinson Univ. Library, London.
- Strid, A. 1969. Evolutionary trends in the breeding system of *Nigella* (Ranunculaceae). *Botaniska Notiser*, 122: 380-397.
- Sussman, R. W. i Raven, P. H. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science*, 200: 731-736.
- Tébar, F. J. 1992. *Biología reproductiva del matorral de la montaña mallorquina*. Tesi Doctoral. Universitat de les Illes Balears.

- Temple, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.
- Thompson, J. N. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, 1994.
- Thomson, J. D. i Barrett, S. C. H. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. *American Naturalist*, 118: 443-449.
- Traveset, A. 1994. Reproductive biology of *Phillyrea angustifolia* L. (Oleaceae) and effect of galling-insects on its reproductive output. *Bot. J. Linn. Soc.*, 114: 153-166.
- Traveset, A. 1995a. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- Traveset, A. 1995b. Reproductive biology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Bot. J. Linn. Soc.*, 117: 221-232.
- Traveset, A. 1998. Ecology of plant reproduction: mating systems and pollination. In Pugnaire, F. I. i Valladares, F. (eds.), "*Handbook of Functional Plant Ecology*". Marcel Dekker, Inc., New York (en premsa)
- Traveset, A. (in prep.). Reproductive ecology of *Dracunculus muscivorus* in the island of Cabrera (Balearic islands, western Mediterranean).
- Traveset, A. i Sáez, E. 1997. Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects. Spatio-temporal variation in flower visitation patterns. *Oecologia*, 111: 241-248.
- Traveset, A., Willson, M. F. i Sabag, C. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. *Functional Ecology*, 12: 459-464.
- Valido, A. i Nogales, M. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary islands. *Oikos*, 70: 403-411.
- Ware, A. B. i Compton, S. G. 1992. Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica*, 24: 544-549.
- Washitani, I. 1996. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollinator loss in an isolated population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology*, 10: 59-64.
- Webb, C. J. i Kelly, D. 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 442-447.
- Whittaker, A. H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328.
- Whittaker, R. J. i Jones, S. H. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography*, 21: 245-258.
- Witmer, M. C. 1996. Do some bird-dispersed fruits contain natural laxatives? a comment. *Ecology*, 77: 1947-1948.
- Witmer, M. C. i Cheke, A. S. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*, 61: 133-137.



*PER UN MUSEU DE LA
NATURALES A CIUTAT*

Variation in the magnitude of a predator's effect from small to large islands

Thomas W. SCHOENER and David A. SPILLER

Section of Evolution and Ecology. University of California. Davis, CA 95616

Schoener, T.W. and Spiller, D. A. 1999. Variation in the magnitude of a predators effect from small to large islands. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* 6 / *Mon. Inst. Est. Bal.* 66: 35-65. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

Should the effect of predation be stronger on small islands or on very large islands and mainlands? To make this question precise, we ask here whether the presence/absence of a particular type of predator has greater effects on given types of organisms lower down in the food web, the larger or the smaller the island. To obtain an answer, we used four studies from the same general system, subtropical islands of the Bahamas; here diurnal lizards are the predator, the direct effects are on web spiders (total density, species richness, composite diversity, dominance) and the indirect effects are on herbivory (percent leaf damage) and in part on aerial arthropods (numbers in sticky traps). In two studies, lizards were removed experimentally from enclosures on a very large island; the experiment was performed twice. In a third study, entirely unmanipulated medium-to-large islands with and without lizards were compared. In a fourth study, lizards were introduced to a set of small-to-medium islands, while two other sets, one naturally with lizards and the other naturally without lizards, served both as controls and as another comparison. Effect magnitude is measured as the ratio of the larger to smaller of the treatment means. An overwhelming tendency exists for lizards to affect spider density, species richness and composite diversity more, the smaller the island; dominance shows little difference. Herbivory is also affected on average more on small islands, but the variation in effect magnitude with island area is less. Aerial arthropods are also affected more on average on small islands, but unlike the other variables the direction of the effect can be negative or positive, and the effect is often very weak. Thus the mainly direct effects of lizards vary more in magnitude than do the mainly indirect effects of lizards. We propose two explanations for effect magnitude to be greater, the smaller the island. First, greater isolation allows less reimmigration of prey on islands, leading to a greater effect magnitude. Second, fewer kinds of predators occur, the smaller the island, implying a greater effect of removing any one kind.

Key words: Islands, Predation, Interaction magnitudes, Lizards, Spiders, Herbivory

Variació a la magnitud d'un efecte d'un depredador d'illes petites a illes grans.

L'efecte de la depredació, hauria d'esser més gran a les illes petites o a les illes molt grans i als continents? Per precisar aquesta qüestió, al present treball ens demanam si la presència/absència d'un tipus particular de depredador té efectes

més grans sobre determinats tipus d'organismes situats més abaix a la xarxa tròfica com més gran o com més petita és l'illa. Per obtenir-ne una resposta, empram quatre estudis dins el mateix sistema general, les illes subtropicals de les Bahames; les sargantanes diürnes hi són els depredadors, els efectes directes són damunt les aranyes de tela (densitat total, riquesa d'espècies, diversitat composta, dominància) i els efectes indirectes són sobre l'herbivoria (percentatge de fulles afectades) i en part sobre els artròpodes aeris (nombres a les trampes d'aferament). A dos estudis, les sargantanes foren substrates experimentalment de tancats a una illa molt gran; l'experiment es va fer dues vegades. A un tercer estudi, varen ésser comparades illes mitjanes a grans, sense cap manipulació, amb i sense sargantanes. A un quart estudi, varen ésser introduïdes sargantanes a un conjunt d'illes petites a mitjanes, mentre que altres dos conjunts d'illots, un naturalment amb sargantanes i l'altre naturalment sense sargantanes, varen servir com a controls i com a una altra comparació. La magnitud de l'efecte es va mesurar com a la relació entre la major i la menor de les mitjanes del tractament. Es dona una tendència aclaparadora en el sentit que com més petita és l'illa més afecten les sargantanes la densitat d'aranyes, la riquesa d'espècies i la diversitat composta; la dominància d'espècies mostra poca diferència. L'herbivoria també està afectada més de mitjana a les illes més petites, però la variació en la magnitud de l'efecte amb l'àrea insular és poca. Els artròpodes aeris també estan afectats més en promig a les illes petites, però, a diferència de les altres variables, la direcció de l'efecte pot ésser positiva o negativa, i l'efecte és sovint molt feble. Per això, els efectes principalment directes de les sargantanes varien més en magnitud que els efectes principalment indirectes de les sargantanes. Proposam dues explicacions per al fet que com més petita és l'illa més gran és la magnitud de l'efecte. Primera, un aïllament més gran permet menys reimmigració de les preses, conduint a una major magnitud de l'efecte. Segona, a com més petita és l'illa, menys tipus de depredadors hi ha, cosa que implica un efecte més gran quan se'n substreu un qualsevol.

Paraules clau: Illes, Depredació, Magnitud d'interaccions, Aranyes, Herbivoria.

Introduction

How should the strength of species interactions, such as competition and predation, vary between mainlands and islands?

A number of investigators have proposed that large predators are typically absent from islands of sufficiently small area (Diamond, 1984; Belovsky, 1987; Schoener, 1989; Holt, 1993). In part this is because individual spatial requirements of large predators, which are often territorial (i.e., have more-or-less exclusive home ranges) are too great (McNab, 1963; Schoener, 1968a; Turner et al., 1969) to allow a stable population to persist there. Simple dynamical metapopulation models of food chains (Schoener et al., 1995; Holt, 1996) lead to a similar conclusion: a greater fraction of islands will have prey than

predators when the latter are dependent on the former, and the fraction of species that are predators on a given island will increase with that island's area. Under such conditions, overall predation should be weaker on average, the smaller the island. Note, however, that although the effect of top predators on the next level down may be greater on larger islands by this reasoning, the level one more link farther down may thereby in fact be alleviated from their own predators, and so on seriatum in an alternating-level cascade (Hairston et al., 1960; Fretwell, 1977; Jager and Gardner, 1988).

A completely different argument is as follows. Rather than considering an entire level as the unit of interest, we can ask about the effect of particular predator species within

a predator level. The more species within a given level, the less the effect may be of removing only one of them, barring complete compensatory predation and all other things being equal. The larger the area the community occupies, the more predator species there will typically be at any level, i.e., the greater the "diffuse predation" (Hixon, 1991; Menge et al., 1994), so the effect of removing a single species of predator will be smaller there (Spiller and Schoener, 1998).

The argument for competition is similar to that for predation. The entire absence of a trophic level is argued to increase competition at the next level down (Hairston et al., 1960). Hence if a particular trophic level is more likely to be entirely or largely absent the smaller the island, the more intense should be competition there. Again, the effects alternate over succeeding levels. However, for a given level of competitors, the effect of any given one is again likely to be smaller, the more species of competitors there are (although the effect of a particular competitor, including its direction, is not always obvious in theory [Case, 1995]). Thus "diffuse competition" (MacArthur, 1972) is the analog concept to diffuse predation.

While isolation affects species composition on islands (see below), it has a more straightforward effect resulting from differences in immigration rates of prey onto islands vs onto equivalently sized sites on a mainland. Large islands may have kinds of refugia, not found on or near small islands, that allow prey locally exterminated by predators to reimmigrate relatively quickly (Spiller and Schoener, 1998). More formally, models of predation having a flow of prey into the system can be more stable, in the sense of having a single stable equilibrium point (Schoener, 1973) rather than nested cycles ("neutral stability") as in the simplest, Volterra predator-prey model (Roughgarden, 1979). Competition models whose species re-immigrate into the system are likewise relatively likely to have at least one stable equilibrium point (Schoener, 1974, 1976a).

Counter to these arguments, isolation can reduce the number of predators reaching the isolate, making it less likely that a particularly devastating one, or indeed an entire level of predators, will establish. Thus a reduced immigration of predators affects prey positively via the first of the arguments given above. Furthermore, one might argue that the area in question may have its predators exterminated also; the less the isolation, the more readily the predators will recolonize. While certainly true, the cause of the predator extermination would have to be something other than the interaction itself; for prey, the threat of extermination is ongoing by definition of the predation process. Furthermore, the immigration of predators is counterbalanced by the immigration of prey just discussed, and one might argue that the latter flow would be relatively stronger because of the higher population densities of prey compared to their predators. On the other hand, predators tend to be larger so sometimes stronger flyers and thereby better dispersers (MacArthur and Wilson, 1967), i.e., on a per-capita basis they may be more likely to immigrate.

A third characterization of islands is their greater potential exposure to physical factors such as wind and wave action, including tidal waves. This trait would seem to be exacerbated, the smaller the island (although the opposite has been argued by Cody [1966] for islands in maritime climates and out of the hurricane belt). Were physical factors chronically to hold all populations down, population densities would be low and biological interactions would be weak (Andrewartha and Birch, 1954; Wiens, 1977). In contrast, reversing the causal chain, smaller populations are more vulnerable to extinction (MacArthur and Wilson, 1967; Goel and Richter-Dyn, 1974; Terborgh and Winter, 1980; Pimm et al., 1988; Pimm, 1991; Schoener and Spiller, 1992; Hanski, 1997), so that if predation say, wiped out all individuals except those in a small number of predation refugia, physical factors could finish them off (or vice versa). This would cause predation to be more effec-

tive, the smaller the island. A similar argument can be made for interspecific competition, e.g. if a population was reduced by competition to only a small number of individuals sustainable on exclusive resources.

The above discussion shows that answers to questions about the relative effects of species interactions on islands and mainlands will depend inter alia on the precise form of the question. In this paper, we restrict the questions and the systems used to answer them to produce some precise expectations and tests. In general, we will ask, for the same kind of predator and prey, in the same geographic locale, is the effect of that kind of predator stronger on smaller or larger islands, the largest of which are effectively mainlands? Hence the predator trophic level always exists, and the expectation follows the diffuse-predation argument, as well as the principal isolation argument given above: the larger the island, the weaker the magnitude of predation. We will be looking at both the direct and indirect effects, again using the same or very similar species, so that we are effectively examining the effects on kinds of species that occur at all the sites we consider.

For about two decades we have been studying species interactions in terrestrial food webs using islands in the Bahamas as a model system. *Anolis* lizards are here major predators, eating carnivorous arthropods such as spiders, herbivorous arthropods, and detritivores such as certain dipterans (Schoener, 1968b). To investigate the direct and indirect effect of these predatory lizards, we use two complementary methods—(1) observational comparisons of the biotas on small islands with and without lizards and (2) experimental manipulations, both of lizards within field enclosures on a large island and of lizards on small islands. From this body of work we extract for this paper the relevant data from four studies—two at the same very-large-island site but during different time periods, a third on medium-to-large islands, and a fourth on very small islands. These data will be used to produce an empirical answer to the ques-

tion of how the effect of a predator varies in magnitude with island area.

Experiments and observations

This section collects data on the direct and indirect effects of lizards from experiments and observations for a range of island areas. First, two lizard-removal experiments on a very large island ($\approx 3 \times 1 \text{ km}^2$), effectively a mainland, are summarized (full description in Spiller and Schoener, 1988, 1990a,b, 1994, 1998). The first experiment has lizard removal only; the second has lizard and spiders removal in a crossed design. Second, observational data are presented for lizard and no-lizard islands of medium-to-large area (112–8603 m^2 vegetated area). Although the data have been used in a number of studies (details of the system in Schoener and Spiller, 1992; Spiller and Schoener, 1995, 1996), the analyses given here for spiders are new. Analyses of herbivory follow previous papers (Spiller and Schoener, 1996, 1997). Third, a lizard-introduction experiment on islands of small-to-medium area (40–179 m^2 vegetated area) is summarized. This experiment allows comparison of a set of manipulated islands (lizard introduction) with a control set of no-lizard islands (lizards absent), as well as comparison of a set of unmanipulated, natural lizard islands with a set of unmanipulated natural no-lizard islands (the aforementioned control islands). This experiment has been described elsewhere (Schoener and Spiller, 1996, in press), but data on certain spider species-diversity-and-abundance measures are presented here for the first time.

Throughout what follows, we only report detailed statistical treatments, including P values, for results from new data compilations; these always utilize analyses of variance and covariance. When time-series data are involved, we evaluate differences in time-averages, statistically equivalent to evaluation of the between-subjects effect in a repeated-measures design in which time is the



Fig. 1. Example of enclosure used in lizard-removal experiments on the very large island, Staniel Cay.

Fig. 1. Exemple de tancat emprat als experiments de substracció de sargantanes a una illa molt gran, Staniel Cay.

repeated factor. The specific P values are not given for results tested as statistical hypotheses in previous papers; rather, we use such terms as "significant" or "significantly different" to denote P values less than 0.05. Similarly, we denote an effect "marginally significant" when $0.05 \leq P < 0.10$.

I. Very-large-island experiments.

A. Experiment 1—One-way lizard removal. This experiment was conducted on Staniel Cay, an island in the central Bahamas (Exumas). The study site was a vegetated, sandy area elevated 10-15 m above the northeastern shore. The vegetation consisted mostly of *Coccoloba uvifera* (sea grape), with a few representatives of ≈ 10 species of other shrubs.

The experiment had three treatments ($n = 3$ for each); (1) unenclosed plots with lizards unmanipulated; (2) control enclosures with lizards; and (3) lizard-removal enclosures. Each plot and enclosure was 83.6 m².

Mean heights of the vegetation varied from 0.14 to 0.53 m. To take this vegetational heterogeneity into account, we stratified the plots into 3 blocks. Then one enclosure from each block was randomly assigned to have lizards removed during the experiment. Enclosure design was modified from that of Pacala et al. (1983). Wood-framed fences were built on the plot perimeters. The plots were buried 0.31 m below the ground and stood 0.93 m high, with hardware cloth (3-mm [$\frac{1}{4}$ inch] mesh) attached to the sides. Polypropylene plastic was cut into 0.4-m-wide strips and mounted horizontally on top, forming a continuous 0.2-m overhang on the inside and on the outside of the fences, so that, except for the overhang, the enclosures were open on top (Fig. 1). To accomplish this construction, several thousand pounds of materials were flown in repeated trips to Staniel Cay in a small airplane.

Most lizards at the site were *Anolis sagrei*, with some *Anolis carolinensis* and *Ameiva festiva*. The biology of these species

is discussed in detail elsewhere (Schoener, 1968b; Schoener and Schoener, 1978, 1980, 1982a,b). Snout-vent lengths (mean of the largest third of all specimens collected from the Exumas) were: *A. sagrei*, males = 54.4 mm (N = 45), females = 39.8 mm (N = 27); *A. carolinensis*, males = 60.9 mm (N = 27), females = 46.7 (N = 6). *Ameiva* were somewhat larger (precise measurements unavailable).

Initially we stocked control enclosures as needed to a level of 9 lizards (6 females and 3 males); the mean natural density at the site was 0.1 per m². During the experiment (May 1985–November 1988), we counted numbers of web spiders of each species at one- to three-month intervals; the spider species found at this site during this and the next experiment are listed in Tab. 1. At the same intervals we sampled aerial arthropod abundance with sticky traps; this consisted of putting out four sticky traps in each plot, then recording the number of individuals and body lengths (estimated to the nearest mm) of the arthropods caught by the traps. The traps were 22x14-cm sheets of clear plastic coated with Tanglefoot adhesive and suspended 0.25–0.50 m above the ground. Each year, we tagged leaves of sea grape and (using 5 evenly spaced areas, in each of which we tagged three undamaged leaves) measured herbivore damage (as a percent of the total leaf area) as it accumulated throughout the year. The summary measure used was the mean of the percent damage per leaf (D_L in Schoener [1988]). We distinguished three different categories of leaf damage—scars and mines (necrotic areas), holes (entirely missing areas), and galls (produced by a cecidiomyiid midge, *Ctenodactylomyia watsoni*). In the field, we observed scars produced by homopterans (Cicadellidae and Aphididae) and a hemipteran (Pentatomidae), mines produced by a lepidopteran, and holes produced by lepidopterans (Tortricidae - *Amorbia* sp. [prob *emigratella*]; Noctuidae—unidentified spp.), a coleopteran (Scarabaeidae - *Phyllophaga* sp.) and a hymenopteran (*Trachymyrmex maritimus*).

In the present paper, we simplify treatment of herbivory by lumping together all leaf-damage types; separate analyses of these types are in Spiller and Schoener (1990b, 1994, 1996).

Results of this experiment were as follows. The mean total density of web spiders was significantly higher, 3.1 times, for lizard-removal enclosures than for treatments with lizards (Tabs. 2, 3; Spiller and Schoener, 1988, 1996). Unenclosed plots and control enclosures were nearly identical, indicating that the enclosures had no effect on spider numbers; because of this, we simplify below by excluding unenclosed plots from the tables. Number of web spider species were higher in lizard-removal enclosures than in the other treatments; time averages were 1.2 times greater in removals than in control enclosures and the ratio of the former to unenclosed plots was about the same. Detailed analyses revealed that the lizard effect on spiders was caused by both predation and food competition (Spiller and Schoener, 1990a). Mean number of aerial arthropods was 1.6 times higher in unenclosed plots than in control enclosures and was 1.1 times higher in lizard-removal enclosures than in control enclosures; there was a significant enclosure effect as well as a significant lizard effect on aerial arthropods (two-tailed raw $P = 0.001$, 0.043, respectively). We also separated small (≤ 4 mm) and large (> 4 mm) aerial arthropods (Spiller and Schoener, 1990a). Numbers of both were greater for no-lizard than lizard enclosures (Tabs. 2, 3), but the effect ratio (larger over smaller) was substantially greater for large arthropods (1.7) than for small arthropods (1.05), and was only significant for the former (Schoener and Spiller, in press). Thus although spiders ate many of the same arthropods as did lizards, when lizards were removed increased predation by spiders did not completely compensate for the lack of lizards. Finally, lizards significantly reduced scar and mine damage and reduced hole damage as well, but not significantly (Spiller and Schoener, 1996). Interestingly, lizards significantly increased the amount of gall damage.

Taxa	I. Very-large-island site		II. Medium-to-small-islands site	III. Small-to-medium islands site
	A. First experiment			
	B. Second experiment			
Araneidae				
<i>Metepeira datona</i>	X	X	X	X
<i>Metepeira</i> sp.			X	X
<i>Eustala cazieri</i>	X	X	X	X
<i>Argiope argentata</i>	X	X	X	X
<i>A. trifasciata</i>				
<i>Eriophora ravilla</i>	X	X	+	X
<i>Gasteracantha caneriformis</i>	X	X	X	X
<i>Cyclosa caroli</i>			X	X
<i>C. walckenaeri</i>				
<i>Cyrtophora</i> sp.			X	X
Tetragnathidae				
<i>Nephila clavipes</i>	X	X	X	X
<i>Plesiometa argyra</i>		X	X	
<i>Leucauge</i> sp.			X	
<i>Tetragnathidae</i> sp.				
Uloboridae				
<i>Uloborus irilineatus</i>			X	X
<i>Philoponella semiplumosa</i>				X
Theridiidae				
<i>Latrodectus mactans</i>	X	X	X	X
<i>Argyodes elevatus</i>	X	X	X	
<i>A. furcatus</i>				
Total	8	9	12	12

+ Occurs on these islands but not counted because of difficulty of detection there.

Table 1. Species of web spiders occurring at three Bahamian sites during four studies.
 Taula 1. Espècies d'aranyes de xarxa presents a les tres localitats de les Bahames durant els quatre estudis.

Variable	I. Very-large-island Experiment (Staniel Cay)		II. Medium-to-large-island Observations (Exumas Region)		III. Small-to-medium-island Experiment and Observations (Abaco Region)				
	A. First experiment	B. Second experiment	Lizard islands	No-lizard islands	Lizard introduction islands	Natural lizard islands	Natural no-lizard islands		
1. Total spider density ^a (no./m ²)	0.457	1.395	0.543	0.989	0.035	0.198	0.155	0.109	0.766
2. Number spider species (=species richness)	2.85	3.53	2.17	3.40	1.58 [#]	2.61 [#]	1.04	0.92	3.13
3. Spider composite diversity ^b	NC	NC	0.269 ^d	0.396 ^d	0.174	0.344	0.068	0.036	0.257
4. Spider dominance ^b	NC	NC	0.797 ^e	0.681 ^e	0.885	0.748	0.964	0.981	0.839
5. Sea-grape leaf damage (percent)	1.62	3.23	0.45	1.49	0.59	1.87	NC	NC	NC
6. Button-wood leaf damage (percent) ^c	NC	NC	NC	NC	9.0	11.7	2.0	6.7	8.9

Variable	I. Very-large-island Experiment (Stanuel Cay)		II. Medium-to-large-island Observations (Exumas Region)		III. Small-to-medium-island Experiment and Observations (Abaco Region)		
	A. First experiment	B. Second experiment					
Lizard enclosures	No-lizard enclosures	Lizard enclosures	No-lizard enclosures	Lizard islands	No-lizard islands	Lizard introduction islands	Natural no-lizard islands
7. Total number aerial arthropods (number/trap-day) ^c	3.2	3.5	3.8	3.9	NC	6.5	7.9
8. Number small aerial arthropods (number/trap-day) ^c	2.9	3.1	NC	NC	NC	6.4	7.9
9. Number large aerial arthropods (number/trap-day) ^c	0.23	0.38	NC	NC	NC	0.10	0.04

^a D_L measure (Schoener, 1988), green morph
[#] Back-transformed adjusted means from ANCOVAs
^a *E. ravilla* included in Data Set I but not II because of detection difficulty on islands (it is mainly active nocturnally)
^b Means of the individual census means for Data Set IB; means of the cumulative values (computed from frequency distributions of all the time-series data added together) for Data Sets II and III (a cumulative measure had to be used for these data sets because islands sometimes had no spiders so composite diversity and dominance could not be computed)
^c Note that values for Data Sets IA and IB are given in Spiller and Schoener (1988, 1944) per enclosure, not per trap as in this table
^d Cumulative measures are 0.308 and 0.461, respectively

Table 2. Effect of lizards on food-web variables: Mean values of the variables with and without lizards (NC = not calculated).
Taula 2. Efectes de les sargantanes sobre les variables de la xarxa tròfica: valors mitjans de les variables amb i sense sargantanes (NC = No calculat).

Because the latter comprised only a small portion of the total leaf damage, overall damage was substantially decreased by lizards: lizard enclosures had twice as much overall damage as did no-lizard enclosures (Tabs. 2, 3).

B. Experiment 2—Two-way lizard and spider removal. This experiment was staged at the same site as was Experiment 1 and was conducted after the latter's completion (Spiller and Schoener, 1994). The expanded design (2x2 factorial) had four treatments ($n = 3$ for each): (1) controls with lizards and spiders unaltered (natural densities); (2) lizards removed and spiders unaltered; (3) spiders removed and lizards unaltered; and (4) both lizards and spiders removed; all treatments were conducted within enclosures. We again used three vegetation blocks of four plots each; treatments were assigned randomly within each block. Enclosure construction was identical to that in the previous experiment, but note that an additional six enclosures had to be erected. Enclosures in Treatments 1 and 2 were stocked up to a level of nine *A. sagrei* lizards apiece, the same density used in the previous experiment. We monitored the experiment at one-to three-month intervals from May 1989 to December 1994; results for aerial arthropods and leaf damage were compiled through March 1992. Methods were as in the previous experiment, except that mines and scars were measured separately (but note we again lump all damage types for purposes of the present paper).

Results of this experiment were as follows. The time average for total density of spiders was significantly higher, 1.8 times, in the treatment with only lizards removed than in the control (Fig. 2, right; Tabs. 2, 3; Spiller and Schoener, 1998). Also as in the previous experiment number of spider species was significantly higher in the treatment with only lizards removed than in the control (Fig. 2, right; Tabs. 2, 3); the effect ratio was somewhat greater—1.6 here vs 1.2 in the first experiment. In addition to number of species, we calculated (as in Spiller and Schoener, 1998)

two other measures of species diversity that incorporated relative abundances. First, we calculated *composite diversity*, the modified Simpson index (as suggested by Lande [1996]):

$$1 - \frac{\sum_{i=1}^S p_i^2}{S}$$

where p_i is the proportion of the total number of individuals belonging to Species i and S is the number of species. Second, we calculated *dominance*, the proportion of the total number of individuals belonging to the most abundant species, in this case *Metepeira datona*. Composite diversity was higher in no-lizard enclosures, while dominance was lower, although the second tendency was only marginally significant (Fig. 3, right; Tabs. 2, 3). Figs. 4 and 5 show how the numbers of individual spider species varied during the experiment. Numbers of aerial arthropods in the same two treatments were almost identical and not significant in the overall analysis (Spiller and Schoener, 1994) (Tabs. 2, 3). The effect of spiders on aerial arthropods was more substantial, apparently stronger than the effect of lizards. Finally, mean amounts of the major leaf-damage types—scars, mines and holes—were greater in each of the two treatments with lizards removed than in controls (Spiller and Schoener, 1994, 1996), but means with only spiders removed and controls were nearly identical. Galls were extremely rare in this experiment, and no significant effect was detected. Overall mean leaf damage (Tabs. 2, 3) was significant (Spiller and Schoener, 1994, 1996), being 3.3 times greater in lizard-removal enclosures than in enclosures with lizards. The lizard-spider interaction was not significant for either aerial arthropods or leaf damage, indicating that compensatory predation was absent or at best weak.

II. Medium-to-large-island observations.

We have been censusing spider abundances on over 100 islands in the vicinity (< 20 km) of Staniel Cay since 1981 and measu-

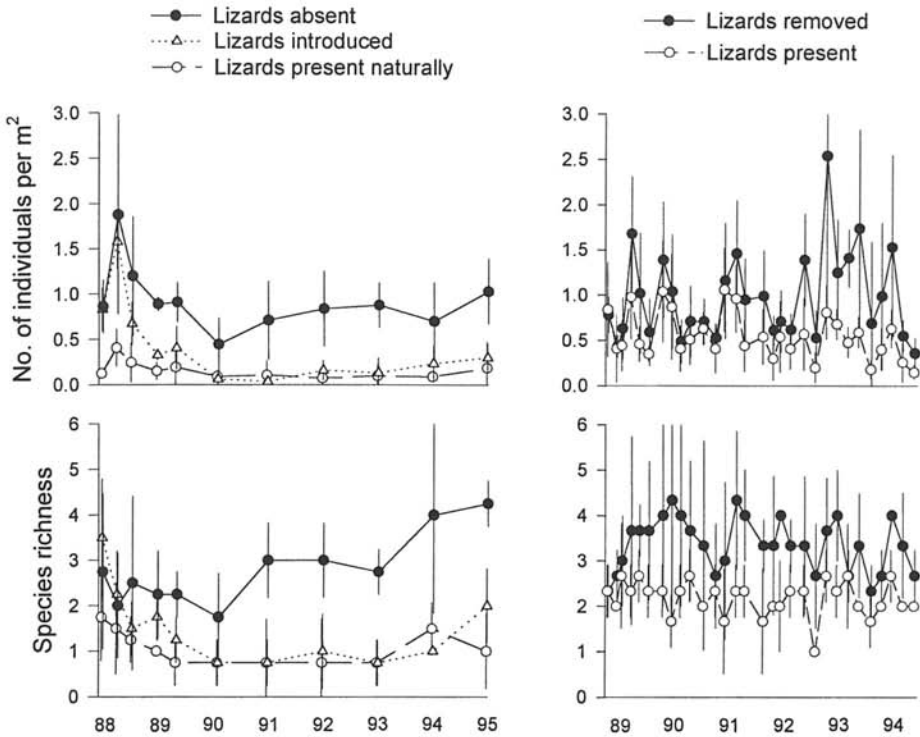


Fig. 2. Comparison of the time course of the experiment on small-to-medium islands (Abaco, Data Set III) with that of the second experiment on a very large island (Staniel, Data Set IB). Each point represents a treatment mean for a single census. Top row: total web-spider density—left, very small islands; right, very-large-island enclosures. Bottom row: total number of web-spider species (species richness)—left and right as above.

Fig. 2. Comparació del curs temporal de l'experiment sobre illes petites a mitjanes (Abaco, Conjunt de Dades III) amb el del segon experiment a una illa molt gran (Staniel, Conjunt de Dades IB). Cada punt representa una mitjana tractament per a un recompte únic. Filera de dalt: densitat d'aranyes de xarxa — esquerra, illes molt petites; dreta, tancats a illes molt grans. Filera de sota: nombres totals de les espècies d'aranyes de xarxa (riquesa d'espècies) — esquerra i dreta com a dalt.

ring leaf damage in sea grape since 1986 on all of those islands where that species occurs (11 islands with lizards, 7 islands without lizards). We (Spiller and Schoener, 1995, 1996) concentrated on that subset of those islands that included all islands ≥ 100 m² (vegetated area) and with maximum vegetation height ≥ 1 m, because most populations on poorer islands were small and ephemeral. In addition, we excluded islands with recor-

ded lizard turnover (immigration or extinction) and islands successfully colonized by spiders in a species-invasion experiment (Schoener and Spiller, 1995). With these filters, we obtained 27 islands with lizards and 24 islands without lizards; these are the islands used for the spider analyses below. As in a previous recent treatment (Spiller and Schoener, 1995), we use here the data from 1981 to March 1990, a 10-year period, to

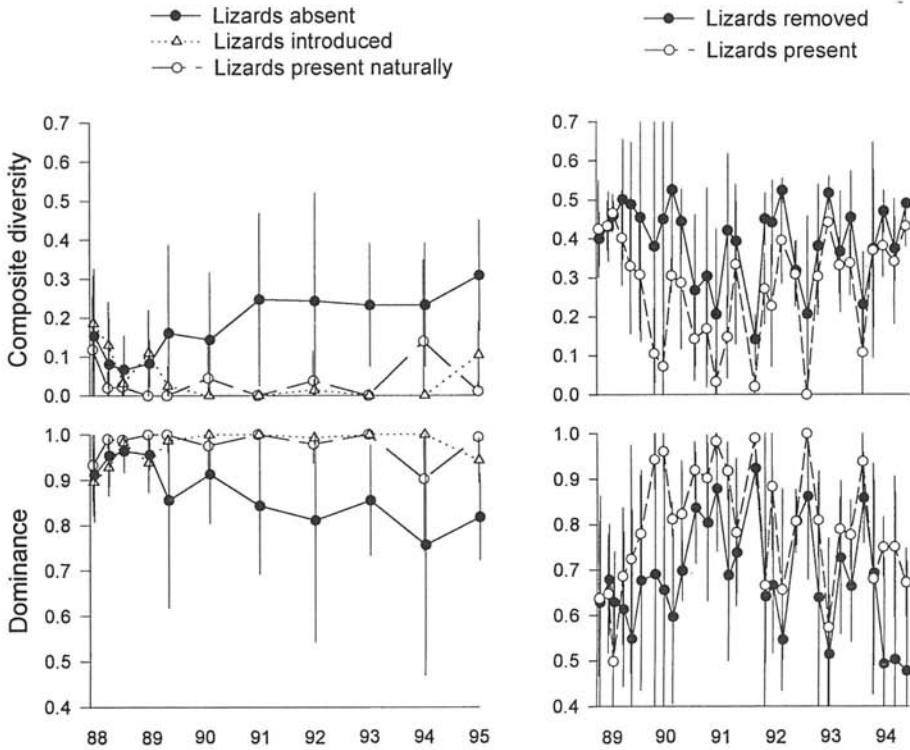


Fig. 3. Comparison of time courses of the experiment on small-to-medium islands (Abaco, Data Set III) with the second experiment on a very large island (Staniel, Data Set IB). Each point represents a treatment mean for a single census. Top row: web-spider composite diversity—left, very small islands; right, very-large-island enclosures. Bottom row: web-spider dominance—left and right as above. For Data Set III, when values could not be computed for a particular island at a particular date (because no spiders occurred there), “0” was used for composite diversity and “1” was used for dominance.

Fig. 3. Comparació del curs temporal de l'experiment en illes petites a mitjanes (Abaco, Conjunt de Dades III) amb el segon experiment a una illa molt gran (Staniel, Conjunt de Dades IB). Cada punt representa una mitjana de tractament per a un únic recompte. Filera de dalt: diversitat composta d'aranyes de xarxa —esquerra, illes molt petites; dreta tancats a illes molt grans. Filera de baix: dominància d'aranyes de xarxa —esquerra i dreta com a dalt. Per al Conjunt de Dades III, quan les valors no es podien computar per a una illa particular a una data particular (perquè no hi havia aranyes), s'emprava “0” per calcular la diversitat composta i “1” per calcular la dominància.

analyze properties of spiders. From another previous recent treatment (Spiller and Schoener, 1997), we use data from 1986 (when a dynamic measure of herbivory was

first employed) through 1993 to analyze leaf damage in sea grape. Additionally, we did a static measurement of leaf damage in a small species, buttonwood (*Conocarpus erectus*)

during 1984 (Schoener, 1988), which we shall also discuss in the present paper.

Web-spider censuses proceeded as follows. All webs were counted on each island, and their occupants, if any, noted as to species, size and (if possible) sex. Spiders without webs were noted but not included in the counts; few such spiders were seen. Vegetation on these islands was typically 0.5-1.5 m in height and was sparse, so that we were able to inspect visually most foliage for webs. To minimize the possibility of missing a web, we performed censuses in teams of two or three persons walking in tandem. Because of the small areas of most of the islands, it was almost always practical to census the entire island; in a few cases (Schoener and Spiller, 1992) we censused only part of the island and extrapolated, stratifying the island by vegetation type. Each annual census was conducted in late April or May. This period of time coincides with the end of the dry season, and between-year variation then is less or no greater than that at other times of the year for which we have data. This may be largely because weather is usually more severe during other times, such as winter when cold fronts destroy large numbers of spiders, or late summer to autumn, when hurricanes sweep across the Caribbean. Tab. 1 lists the web spider species found in these censuses. Of these, *M. datona* and *E. cazieri* were by far the most abundant overall; *A. argentata* and *G. cancriformis* were the two other most common species. Lizards on these islands are mostly *Anolis sagrei*; *Anolis carolinensis*, *Ameiva festiva* and *Leiocephalus carinatus* also occur on some of the (mostly largest) islands.

Leaf damage in sea grape is measured dynamically much as in the set of experiments just described, except that sampling techniques were necessarily somewhat different. On islands with fewer than 8 sea-grape plants, all plants were sampled. On islands with 8-20 plants, sampled plants were chosen systematically by including every other plant encountered on a circular ambit of the island.

On islands with > 20 plants, every third plant so encountered was sampled. We distinguished the same categories of damage as in the first experiment described above; galls were practically absent. Again, damage types were combined for the analysis herein.

The other species whose herbivory was measured, buttonwood, exists as more-or-less discrete morphs, silver and green, in which leaf trichomes are numerous or few, respectively (Schoener, 1987). Because only green buttonwood occurs in the comparison region (very small islands of Abaco, see III below), we only report damage for that form here. Unlike sea grape, for which damage was measured nondestructively in the field, we measured buttonwood damage by collecting leaves and analyzing them in the laboratory with a digitizer. Leaves collected for analysis were sampled by systematic selection of trees such that number of trees sampled was roughly proportional to the logarithm of buttonwood surface area on an island, with the maximum number per island being 10 trees. To sample leaves, we tossed a square haphazardly onto each tree and collected that cluster of leaves closest to the landing point; up to 9 samples per tree were thus obtained. As before, we used mean of the percent areal damage per leaf (taken over all leaves from a particular island) as our measure of herbivory.

Results for web spiders were as follows (note that previous treatments [Spiller and Schoener, 1995, 1996] are only for orb-web, not other types of web spiders; we have added the latter here—see also Tab. 1). The total number of spider individuals must be measured in some way that takes into account the several-orders-of-magnitude variation in area that the study islands show. One solution is to divide by area to obtain densities; this is a sensible procedure because a reasonable assumption, made for example in many biogeographical models (Preston, 1962; MacArthur and Wilson, 1967; Schoener, 1976b) is that number of individuals is proportional to area. A huge difference in total spider densities occurs between lizard and no-

Variable	I. Very-large-island Experiment (Staniel Cay)		II. Medium-to-large-island Observations (Exumas Region)		III. Small-to-medium-island Experiment and Observations (Abaco Region)	
	A. First experiment		B. Second experiment		No-lizard vs lizard introduction	No-lizard vs natural lizard
	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard		
1. Total Spider density (no./m ²)	3.1	1.8	5.7 ^a		5.0	7.0
2. Number spider species (=species richness)	1.2	1.6	1.7		3.0	3.4
3. Spider composite diversity	NC	1.5*	2.0		3.8	7.1
4. Spider dominance	NC	1.2**	1.2 [#]		1.1 [#]	1.2 [#]
5. Sea-grape leaf damage (percent)	2.0	3.3	3.2		NC	NC
6. Button-wood leaf damage (percent)	NC	NC	1.3		4.4	1.3

Variable	I. Very-large-island Experiment (Staniel Cay)		II. Medium-to-large-island Observations (Exumas Region)		III. Small-to-medium-island Experiment and Observations (Abaco Region)	
	A. First experiment	B. Second experiment				
No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs lizard	No-lizard vs natural lizard
7. Total number aerial arthropods number/trap-day	1.1	1.0	NC	NC	1.2 [#]	1.4 [#]
8. Number small aerial arthropods (number/trap-day)	1.0	NC	NC	NC	1.2 [#]	1.4 [#]
9. Number large aerial arthropods (number/trap-day)	1.7	NC	NC	NC	1.7 [#]	1.5

† Ratios of larger to smaller treatment value

[#] Lizard value > no-lizard value

* Ratios the same for cumulative measure (see text)

^a Ratio is 4.9 for back-transformed adjusted means (see text)

Table 3. Effect of lizards on food-web variables: Effect ratios †(NC= not calculated).
Taula 3. Efectes de les sargantanes sobre les variables de la xarxa tròfica: taxes d'efectes (NC= No calculat).

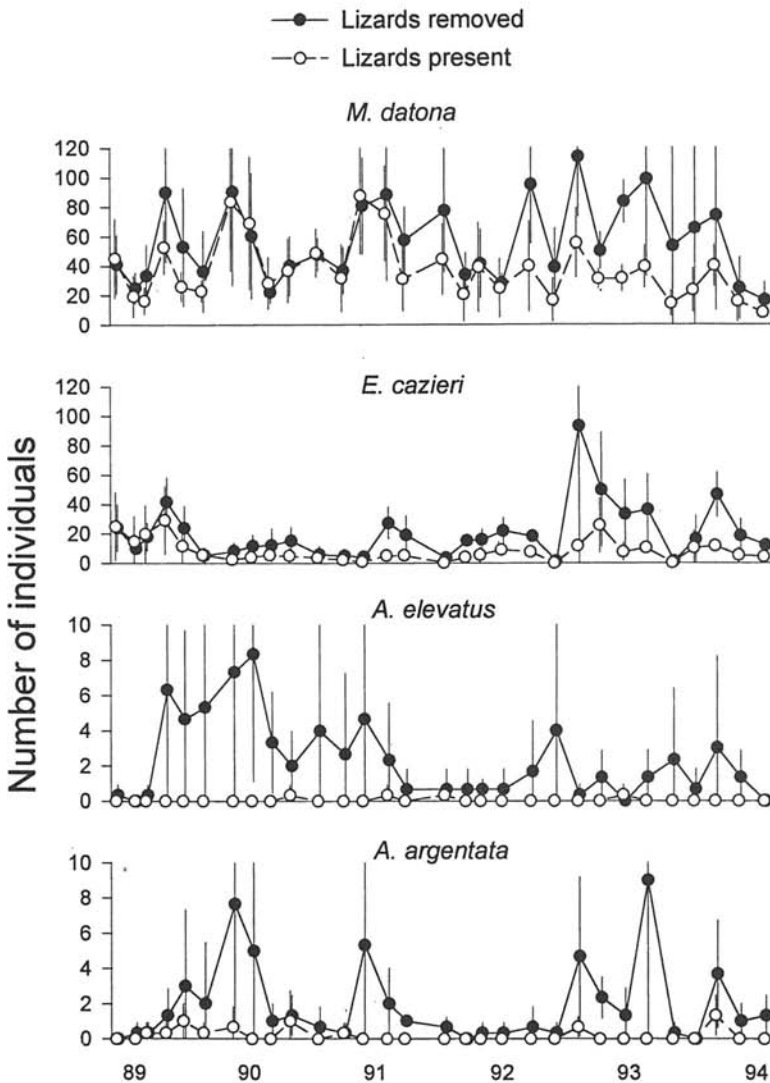


Fig. 4. Time courses of abundance for particular species from the second very-large-island experiment (Staniel, Data Set IB). Each point represents a treatment mean for a single census. Full species names given in Tab. 1. Species are excluded from Figs. 4-5 if they were so rare that fewer than five individuals were recorded in the entire data set; i.e., summed over all dates and enclosures.

Figura 4. Curs temporal de l'abundància per a espècies concretes del segon experiment a una illa molt gran (Staniel, Conjunt de Dades IB). Cada punt representa una mitjana de tractament per a un recompte únic. Els noms complets de les espècies es donen a la taula 1. Les espècies s'exclouen de les figures 4-5 si eren tan rares que només s'havien registrat menys de cinc individus en el conjunt complet de dades (és a dir, sumades en totes les dades i tancats).

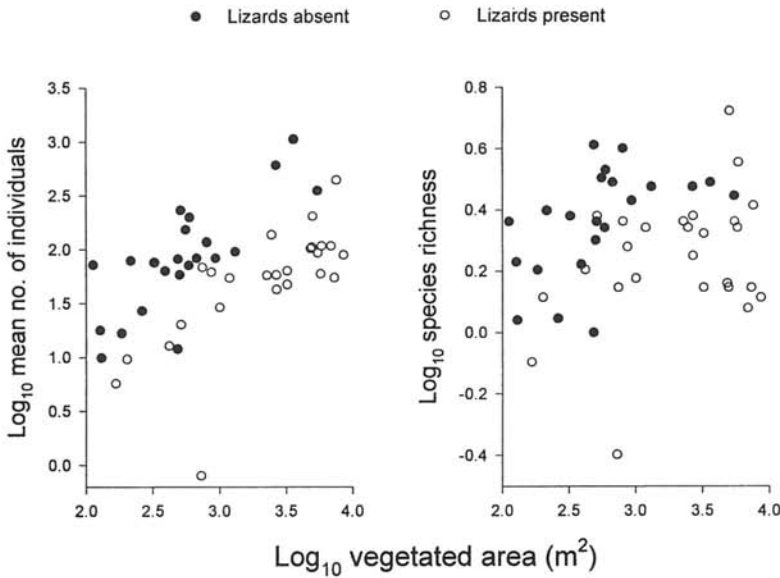


Fig. 6. Left. Log_{10} mean total number of spider individuals versus log_{10} island area for medium-to-small islands (Exumas, Data Set II). Right. Log_{10} mean number of web spider species (species richness) vs log_{10} island area for medium-to-small islands (Exumas, Data Set II). Means are averages of values from 1981 through 1990 inclusive.

Fig. 6. Esquerra. Log_{10} del nombre total mitjà d'aranyes individuals versus log_{10} de l'àrea insular per a illes mitjanes a petites (Exumas, Conjunt de Dades II). Dreta. Log_{10} del nombre mitjà d'espècies d'aranyes de xarxa vs log_{10} de l'àrea insular per a illes mitjanes a petites (Exumas, Conjunt de Dades II) log_{10} de l'àrea insular per a illes mitjanes a petites (Exumas, Conjunt de Dades II). Les mitjanes són els promedis dels valors de 1981 a 1990 inclosos.

was not significant (in this analysis and all others below), indicating equality of slopes, so we then can do a "normal" ANCOVA. This analysis shows both area and the lizard effect to be significant (Tab. 4); Fig. 6 illustrates the data. From this analysis, we can calculate adjusted (= least squares) means to remove the effect of area (Tab. 2). The ratio of adjusted means, back-transformed to arithmetic values, can be computed as a measure of effect size; it is 1.7 (Tab. 3). This ANCOVA methodology can provide an alternative to the method we used above for evaluating the lizard effect and computing effect size for total spider individuals, where now we use

log number rather than density as the dependent variable. This might be especially apposite when something additional to area, e.g. some habitat measure that correlates with area, is influencing the form of the plot of number of spiders vs area. Tab. 4 shows that both the lizard and area effects are highly significant. When adjusted means are computed and back-transformed to arithmetic values, the effect ratio is 4.9, very close to the 5.7 value obtained using densities. Finally the same ANCOVA procedure for the other two variables associated with species diversity, composite diversity and dominance, shows that the area effect is not significant (Tab. 4;

Source	df	F	P
1. Log total number of spiders			
log area	1,45	51.02	5x10 ⁻⁵ *
lizards	1,45	29.85	5x10 ⁻⁵ *
2. Log number of spider species (species richness)			
log area	1,45	9.86	0.002*
lizards	1,45	12.83	4x10 ⁻⁴ *
3. Arcsine sqrt spider composite diversity			
log area	1,45	0.25	0.620
lizards	1,45	7.84	0.008
4. Arcsine sqrt spider composite diversity			
lizards	1,46	9.05	0.004
5. Arcsine sqrt spider dominance			
log area	1,45	0.27	0.609
lizards	1,45	7.95	0.007
6. Arcsine sqrt spider dominance			
lizards	1,46	9.13	0.004

* One-tailed P value: all unmarked P's two-tailed; note that we consider tests involving number of individuals and number of species (except for interactions) to have directional hypotheses because of prior theory and data; tests involving composite diversity and dominance use two-tailed P values.

Table 4. Statistical results for ANCOVAs and ANOVAs, Data Set II (Type III SS).
Taula 4. Resultats estadístics per a ANCOVAs i ANOVAs, conjunt de dades II (Tipus III SS).

see Fig. 7 for the lack of an area effect). Thus we drop area and compute significance as a simple one-way ANOVA; P values for the two are very low (Tab. 4). Effect ratios are computed directly from means of the respective island values (Tab. 2); these are 2.0 and 1.2, respectively. Despite the large variation in effect ratios, note again that the lizard effect is significant for all four variables.

The lizard effect on herbivory in the two species of plants studied is always negative (less damage with lizards) and statistically significant. Sea-grape leaf damage is 3.2 times greater in the absence than presence of lizards (Tabs. 2, 3; Spiller and Schoener, 1997). The one-time analysis of buttonwood leaf damage gave a rather small ratio of leaf damage, however, being only 1.3 (Tabs. 2, 3; Spiller and Schoener, 1996).

III. Small-to-medium islands—experimental introduction of lizards and observations from unmanipulated lizard and no-lizard islands.

The study system consisted of 12 small-to-medium islands covered with fairly closely spaced shrubs and a few grasses. Height of the vegetation rarely exceeded 1.5 m and was usually substantially less. All islands were located in a 3.2 x 2.0-km area that was part of a protected "creek" waterway just south of Snake Cay, Great Abaco.

The experiment had three treatments: (1) lizards present naturally and unmanipulated; (2) lizards introduced where absent naturally and (3) lizards absent naturally and unmanipulated. Each treatment had 4 islands; to reduce initial differences between Treatments 2 and 3, all islands without lizards were first stratified into pairs similar in area and vegetation, then one from each pair was randomly assigned to Treatment 2. Note that we can compare the manipulated treatment to either of the unmanipulated treatments (the latter acting as controls), or we can compare Treatments 1 and 3; this is in fact comparing natural lizard with natural no-lizard islands. The manipulated species was again the lizard *Anolis sagrei*. This species is slightly smaller over the Little Bahama Bank, where Abaco is located, than in the Exuma region farther south: snout-vent length of males was 50.8 mm (N = 103) and that of females was 40.1 mm (N = 80; means of largest third, as above). On islands where it was initially present, it was the only diurnal lizard.

On 28 April 1988, we introduced 3 female and 2 male adult lizards onto each island in Treatment 2; a previous experiment (Schoener and Spiller, 1983) indicated that this propagule size was sufficient for establishment. Propagules established successfully, and populations did not become extinct for the 7-year duration of the experiment. Populations on islands having lizards naturally also showed no extinctions during that time.

Measurement of leaf-damage variables was performed at yearly intervals. Spider variables (total density of individuals, number of species, composite diversity, dominance) were measured ~4 months, 6 months and 16 months after experimental inception, as well as at all yearly intervals. Variables were computed from counts of each spider species over an entire island. The spider species found during this experiment are listed in Tab. 1. At the same intervals as for spider variables, we sampled aerial arthropod abundance with sticky traps (4-6 per island); traps were identical to those used in the very-large-island experiment and were suspended 0.25-0.50 m above the ground. Duration of trap exposure and collection of data also followed procedures outlined above for the very-large-island experiment. We measured herbivory for the commonest shrub species on the islands, buttonwood. Leaves were sampled as follows. Before the manipulation, we measured each buttonwood shrub. We then randomly selected from 4 to 11 (\bar{x} = 5.7) "large" shrubs, depending on the number available (the latter ranged from 7 to 35 "large" shrubs; see Schoener and Spiller, in press, for definition of "large"). To sample leaves, we tossed a square haphazardly onto each shrub from 1 to 5 times, depending on the shrub size, and collected that branchlet or clump of branchlets closest to a marked corner. Sampling in subsequent years used the same shrubs as selected for initial sampling (except those diminishing markedly in size were excluded). A year's sample averaged 2484 leaves. Leaves were stored in plant presses and brought to the laboratory, where the total area and areas of various damage types were measured with a digitizer. We distinguished three types of leaf damage: scars, holes and lines. The first two categories are defined as above; "lines" were highly elongated, typically serpentine, slightly raised areas. Herbivores identified from buttonwood so far are Lepidoptera from the families Noctuidae (*Collomena filifera* and unknown species) and Gelechiidae, as well as a curculionid bee-

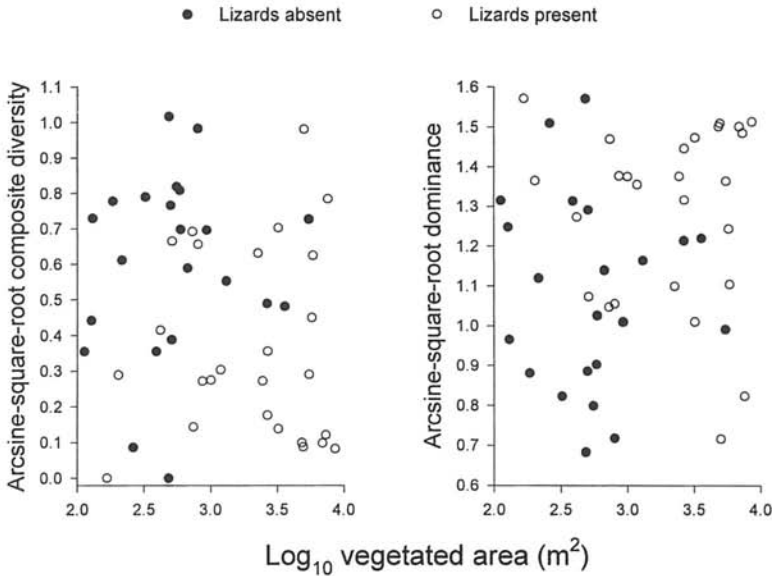


Fig. 7. Left. Arcsine-square-root mean composite diversity vs \log_{10} island area for medium-to-small islands (Exumas, Data Set II). Right. Arcsine-square-root mean dominance vs \log_{10} island area for medium-to-small islands (Exumas, Data Set II). Means are averages of values from 1981 through 1990 inclusive.

Fig. 7. Esquerra. Mitjana de l'arrel quadrada de l'arcsinus de la diversitat composta vs \log_{10} de l'àrea insular per a illes mitjanes a petites (Exumas, Conjunt de Dades II). Dreta. Mitjana de l'arrel quadrada de l'arcsinus vs. \log_{10} de l'àrea insular per a illes mitjanes a petites (Exumas, Conjunt de Dades II). Les mitjanes són els promedis de les valors de 1981 a 1990 inclusive.

tle (*Artipus floridanus*). In addition, using confinement trials we showed line damage to be produced by the flea beetle *Chaetocnema brunnescens* (Chrysomelidae). In the analyses below, we combined all damage types as above to produce the variable total leaf damage.

Results of the experiment and observations were as follows.

Before introduction, the two island classes without lizards had similar spider densities of individuals and number of spider species (Fig. 2). These values were substantially larger than those for the islands with natural lizard populations; spider density on the former was 6.7 times, and the number of species

was 1.8 times, that on islands having lizards naturally. After lizard introduction, both spider density and number of species dropped precipitously, and in two years their mean values nearly coincided with values for islands having lizards naturally (Fig. 2, left). The two pairs of means remained similar throughout the five remaining years of the experiment, suggesting that a new state had been reached. The time series for composite diversity and dominance behaved rather similarly, except initial treatment values were somewhat closer, at least on an arithmetic scale (Fig. 3, left). However, as time progressed, a fairly clear divergence of the introduction-island mean from the no-lizard-island

mean occurred, and the two classes of lizard islands showed quite similar values (lower composite diversity, higher dominance) during the final five years. Because of the similarity of these two lizard classes—introduction and lizards present naturally—we combine the two for statistical evaluation. For all four variables, the difference between these two classes combined and the no-lizard class (Tab. 2) is highly significant (for time averages, $P =$ two-tailed, $P = 0.015$ and $P = 0.018$, for composite diversity and dominance, respectively; see Schoener and Spiller [1996] for the first two variables). Figs. 8 and 9 show how the numbers of individual spider species varied during the experiment.

To present effect ratios, we make two comparisons for each variable: natural lizard vs natural no-lizard, and introduction vs natural no-lizard (Tab. 3). This is because in some cases the two ratios are very different. For the first comparison, which includes non-manipulated islands only, ratios for both spider density and composite diversity are both very high: 7.0 and 7.1, respectively. The ratio for spider species number was 3.4, whereas that for dominance was 1.2. Ratios using introduction islands in place of islands having lizards naturally were generally smaller, being 5.0, 3.0, 3.8 and 1.1, respectively. By tracking individual species (see below, Figs. 8 and 9), we were able to document in detail the devastating effect of lizard introduction. The proportion of species becoming extinct was 12.6 times higher on lizard-introduction islands than on islands without lizards. Locally common and rare species were both reduced by the introduction of lizards, but nearly all of the latter became permanently extinct.

The lizard effect on spiders is mainly a direct one (Spiller and Schoener, 1990a). The lizard effect on the other variables in this experiment is indirect; patterns were weaker and more variable. Lizards reduced leaf damage of buttonwood, but an overshoot occurred on introduction islands; herbivory there during the middle years of the experiment was less than that on islands having

lizards naturally (Tab. 2). This difference is reflected in the effect ratios: that using the natural lizard and no-lizard islands is small, being 1.3, whereas that using introduction and no-lizard islands is substantially larger, being 4.4 (Tab. 3; P 's for time averages of the two comparisons are mostly very small [Schoener and Spiller, in press]). Curiously, the lizard effect on aerial arthropods, when one occurred, was opposite in direction to that in the experiments on a very large island (Tab. 2). Lizards significantly increased the number of small (≤ 4 mm) arthropods but had no significant effect on large arthropods (Schoener and Spiller, in press); note that most arthropods were small. Effect ratios were always small, and in the case of large arthropods inconsistent in direction among the two comparisons (Tab. 3).

Collation and interpretation

Data from the experiments just described are now used to determine whether the effect of lizards on spiders, which is largely a direct result of predation, is stronger on small or large islands. To accomplish this, we arrange the data in the tables according to island area, from the largest to the smallest. Tab. 2 gives the raw data, and Tab. 3, which we shall concentrate on, gives the effect ratios—larger over smaller of the two treatment means being compared; the greater the ratio, the greater is the effect. Note that these ratios are mostly computed from data with no obvious temporal trend, rather than from data whose values are changing systematically through time; for experimental data, this generally entails computing the time-average over the latter portion of the experiment; for observational data, the entire time period is used to compute time-averages. An exception is buttonwood leaf damage in Data Set III, for which there is an overshoot lasting several years on introduction islands (see below); final values here are about the same, being all low, for all three treatments. So far as conclu-

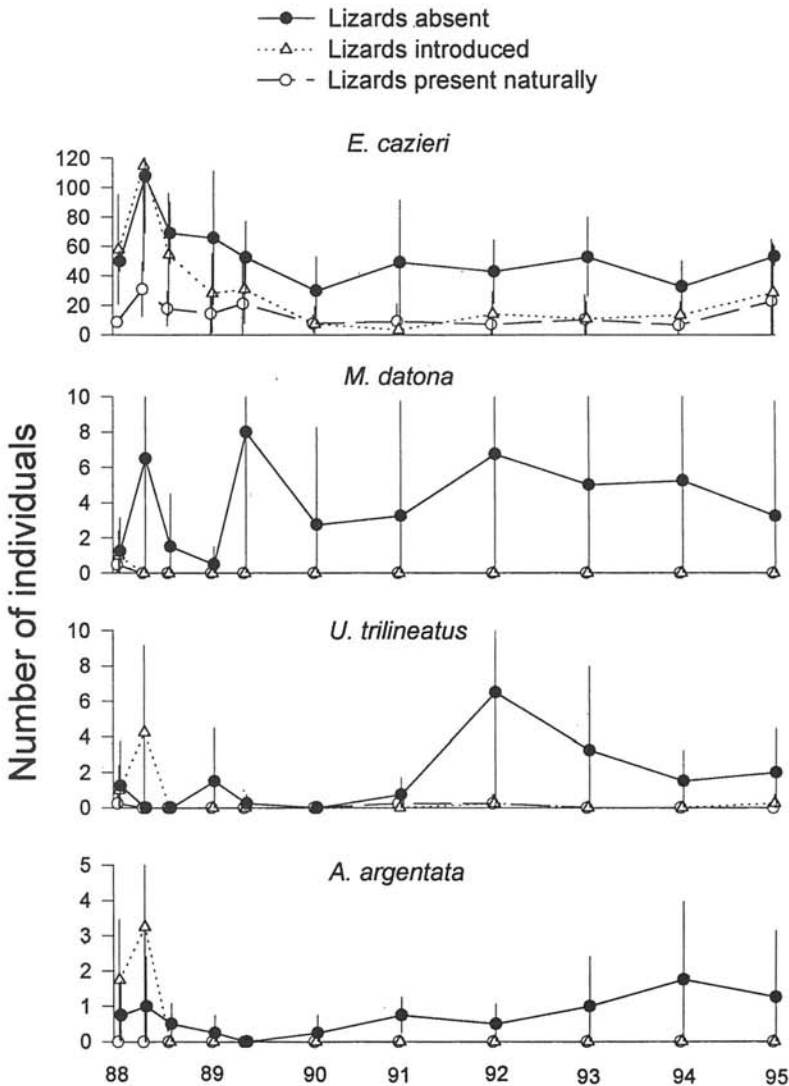


Fig. 8. Time courses of abundance for particular species from the small-to-medium-island experiment (Abaco, Data Set III). Each point represents a treatment mean for a single census. Full species names given in Tab. 1. Species are excluded from Figs. 8-9 if they were so rare that fewer than five individuals were recorded in the entire data set, i.e., summed over all dates and islands.

Figura 8. Cursos temporals de l'abundància d'espècies concretes de l'experiment en illes petites a mitjanes (Abaco, Conjunt de Dades III). Cada punt representa una mitjana de tractament per a un únic recompte. Els noms complets de les espècies es donen a la taula 1. Les espècies s'exclouen de les figures 8-9 si eren tan rares que només s'havien registrat menys de cinc individus en el conjunt complet de dades (és a dir, sumades totes les dates i tancats).

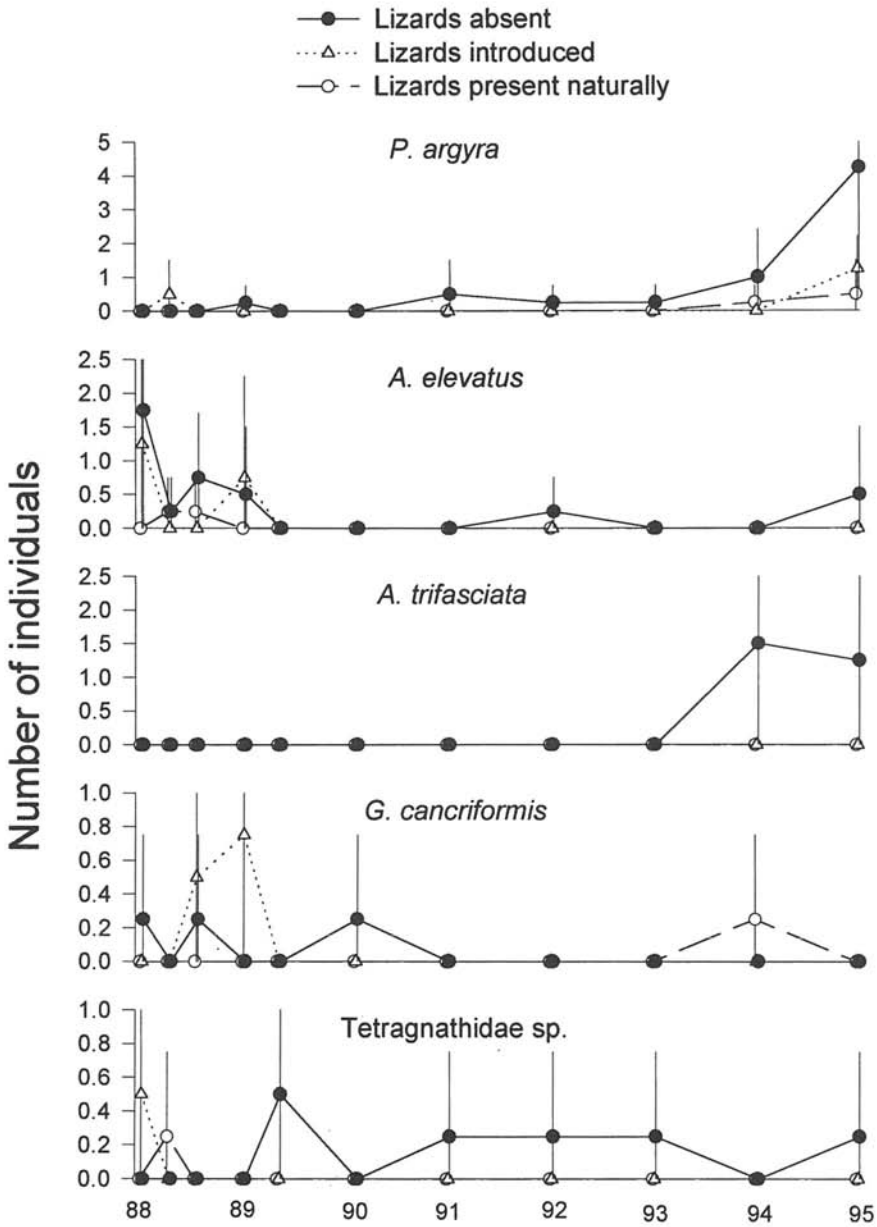


Fig. 9. More time courses of abundance for particular species from the small-to-medium-island experiment (Abaco, Data Set III). Each point represents a treatment mean for a single census. Full species names given in Tab. 1.

Fig. 9. Més cursos temporals de l'abundància per a espècies concretes de l'experiment a les illes petites a mitjanes (Abaco, Conjunt de Dades III). Cada punt representa una mitjana de tractament per a un únic recompte. Els noms complets de les espècies es donen a la taula 1.

sions concerning spatial differences in comparison of direct vs indirect effects, using a long-term average for these data, which we do, is conservative. Also be aware that ratios are best compared among the same kind of data (i.e., like quantities). Thus ratios of composite diversities or dominances may not be expected to vary the same way as ratios of densities or numbers of species. Ratios of adjusted means from ANCOVAs may also vary differently from those using raw data; however, note that in the single instance for which we computed ratios both ways (total spider density, Data Set II), the two ratios were very close (see above). Finally, note that Tab. 5 gives the rankings of ratios, as well as separate rankings of mean values of the variables for lizard and no-lizard treatments; this will be helpful in following the discussion below.

The negative effect of lizards on the density of all spiders combined shows a near monotonic increase from very large to very small islands (Tabs. 2, 3, Row 1). Effect ratios increase from 1.8 to 7.0; only the comparison of introduction to no lizard islands (III), whose ratio is 5.0, is slightly out of order, being less than the 5.7 ratio attained from observations on medium-to-large islands (but notice an alternate way of computing the latter gives 4.9, which places it back in order). Note from Tab. 5 that there is somewhat of a tendency for data sets with greater densities to have lower ratios: thus the two very-large-island experiments (I) have greater densities than the two island sites; however, within that set (compare IA to IB) and within the non-main-island sites (compare II to III) the tendency is reversed for no-lizard data and reversed in the latter for lizard data. To the extent that the tendency exists, it is the opposite of that found for temporal variation of islands of the Exumas site (Data Set II) over a 10-yr period (Spiller and Schoener, 1995); in the latter, the higher the density, the higher the ratio. In both studies, densities of lizard and no-lizard treatments at the same site or time tend to co-vary, i.e., they rise or fall together

(Tab. 5); here, only the two very-large-island experiments are out of order.

Species richness (number of spider species) shows the same tendency as does spider density: the smaller the island, the greater the lizard effect, which is here to reduce species number (Tabs. 2,3, Row 2). The tendency is here perfectly monotonic. Ratios show less variation (1.2-3.4) than those for densities. The mean number of species again shows a tendency to be higher, the smaller the ratio, i.e., to be higher for data sets with larger islands: the rank is exactly the same for no-lizard treatments as for spider densities. The species tendency for lizard treatments is more monotonic than the same tendency for spider densities; in fact species number ranks exactly inversely with effect ratio. It follows that lizard and no-lizard treatments do not co-vary perfectly, but they tend to do so. Finally, note that the total number of species found during the appropriate time period at each site is similar from one data set to another (Tab. 1).

Composite diversity was computed for three, rather than four data sets, so trends are somewhat less well evaluated. Nonetheless, the same results occur: lizards reduce composite diversity, and the smaller the island, the greater the effect ratio (Tabs. 2, 3, Row 3). Actual values increase monotonically with decreasing ratio (and thereby increasing island size); ratios range from 1.5 to 7.1; lizard and no-lizard treatments co-vary perfectly. Note, of course, that composite diversity is not independent of species richness, so this and the previous (and the subsequent) comparisons are not independent.

Although lizards increase dominance, that variable shows virtually no variation at all in effect ratio—three values equal 1.2 and the fourth is 1.1 (Tabs. 2, 3, Row 4). This is despite variation among data sets in absolute values of dominance: no-lizard treatments have values ranging from 0.681 to 0.839, and they decrease monotonically from small to large islands; lizard treatments have values ranging from 0.797 to 0.981, and they also decrease monotonically from small to large

Variable	Ranking of Ratios (smaller to larger)	Ranking of Mean Values (larger to smaller)	
		Lizard	No-lizard
1. Total spider density	IB	IB	IA
	IA	IA	IB
	II	III	III
	III ^a	II	II
2. Number of spider species	IA	IA	IA
	IB	IB	IB
	II	II	III
	III	III	II
3. Spider composite diversity	IB	IB	IB
	II	II	II
	III	III	III
4. Spider dominance	≅†	III	III
		II	II
		IB	IB
5. Sea-grape leaf damage	IA	IA	IA
	II	II	II
	IB	IB	IB
6. Buttonwood leaf damage	II	II	II
	III	III	III
7. Total number aerial arthropods	IB	III	III
	IA	IB	IB
	III	IA	IA

† "≅" signifies that ratios are about the same

^a For Data Set III, the average of the two ratios is used

Table 5. Rankings of data sets by magnitude of the effect ratio and magnitudes of the mean values for the major variables used in this study. Ratios are ranked from smaller to larger while mean values are ranked from larger to smaller. Hence (1) When ratios and mean values show the same order of data sets, a perfect inverse co-variation occurs, and (2) When mean values for lizard and for no-lizard treatments show the same order of data sets, a perfect direct co-variation occurs. Roman numerals refer to data sets in Tabs. 2, 3.

Taula 5. Ordenacions de conjunts de dades segons la magnitud de la taxa de l'efecte i les magnituds dels valors mitjans per a les variables principals emprades en aquest estudi. Les taxes s'ordenen de menor a major, mentre que les valors mitjans s'ordenen de major a menor. Per això, (1) quan les taxes i valors mitjans presenten la mateixa ordenació de conjunts de dades, hi ha una covariació inversa perfecta, i (2) quan els valors mitjans per als tractaments amb sargantanes i sense sargantanes presenten la mateixa ordenació de conjunts de dades, hi ha una covariació perfecta. Els números romans es refereixen als conjunts de dades de les taules 2 i 3.

islands. Thus all values are rather large, but the tendency reaches its extreme on the very small islands of the Abaco experiment (III), where monocultures of *Eustala cazieri* are common (recall that dominance for this data set had to be computed from cumulative data—see above).

Very interestingly, the indirect effects of lizards, on leaf damage and (in part) on aerial arthropods, show similar but substantially weaker trends in effect ratio from small to large islands than the direct effect.

Leaf damage of sea grape can be compared for two sites, one of which has two experiments (IA, IB, II; Tabs. 2, 3, Row 5). Effect ratios increase from the average of the two very-large-island data sets to the medium-to-large-islands data set. However, values only vary from 2.0 to 3.3, and one of the ratios for the very large island is slightly greater than that for the medium-to-large islands (3.3 vs 3.2, respectively). Magnitude of damage increases with decreasing ratio, and the lizard and no-lizard treatments co-vary perfectly.

Leaf damage of buttonwood has only two data sets to compare (II and III; Tabs. 2, 3, Row 6). Within one of these sets, however (Abaco experiment, III), we can look at two ratios, that for natural lizard to natural no-lizard islands and that for lizard-introduction to natural no-lizard islands. The former comparison (which is entirely observational) gives the same ratio as that for the medium-to-large islands (II), being 1.3. However, as described above, introduction islands showed an overshoot of the lizard effect, i.e., leaf damage there became significantly smaller than on either of the other treatment classes, including natural lizard islands. The effect ratio here is 4.4, substantially higher than the 1.3 for medium-to-large islands. As before, when comparing data sets actual values of damage rank inversely with the ratios, and lizard and no-lizard treatments co-vary perfectly.

Total number of aerial arthropods can be compared for three data sets, two from the

very large island and one from small-to-medium islands (IA, IB, III). First, we must note that the effect of lizards on aerial arthropods is not the same from one site to the next: lizards decrease aerial arthropods on the very large island but increase them on the small-to-medium islands. The first effect is likely to be direct, or mostly so, but the second must be indirect. In any case, effect ratios are very small, being 1.0 or 1.1 for the negative lizard effect and 1.2 or 1.4 for the positive lizard effect. While ratios are greater for the small-to-medium islands, the effect reversal should be noted. While lizard and no-lizard treatment values (Tab. 2) co-vary perfectly, effect ratios show no regular relationship to those values (Tab. 5). Results for small arthropods alone are similar (most arthropods are small), but those for large arthropods show equal or nearly equal effect ratios on small-to-medium islands and a very large island (IA, III, Tabs. 2, 3, Rows 9, 10).

In summary of the main trend, there is an overwhelming tendency for the lizard effect to be stronger, the smaller the island, and it is especially evident for certain direct effects, such as those on spider density, spider species richness and spider composite diversity. This fairly complete survey of our data thus agrees with the more limited comparisons—all between the two experimental data sets IB and III—reported by Spiller and Schoener (1998). In the latter treatment, we gave two reasons why the tendency might be so.

First, we suggested that the lizard effect should be stronger on islands rather than mainlands because the experimental units were more isolated in the former. Because the plots are relatively close to one another on the very large islands, dispersal of spiders from removal to control treatments may have diluted the lizard effect. Perhaps more importantly, the heterogenous landscape on the very large island may have contained habitats suitable for web spiders but not lizards, which would be natural refugia for rare species and sources of immigration for enclosures. Such

refugia may not exist at all on small islands, and sources having such refugia would be much more distant. Indeed, nearly all species that become extinct on the lizard-introduction islands of the small-to-medium-island experiment did not recolonize for the remainder of the experiment. This can be seen from the species-by-species time series given in Figs. 8 and 9; note the open triangles. In contrast, in the lizard plots of the very-large-island experiment most species becoming extinct later recolonized. This can be seen for the corresponding species-by-species time series of Figs. 4 and 5; note the open circles. Note also that lizards have been shown experimentally to have a huge effect on the likelihood of successful spider colonization (Schoener and Spiller, 1995). Finally, on medium-to-large-lizard islands, where we census the entire island (and not just plots within the island), some refugia may exist, and these would be averaged into the island-wide spider density, skewing its value toward that expected for a no-lizard island.

A second reason why islands may show a stronger lizard effect the smaller they are involves diffuse predation, i.e., predation by a number of different predator species (Hixon, 1991; Menge et al., 1994). The argument is that the more kinds of predators, the more likely that removal of any one of them will fail to have a major effect because another predator or other predators will slow down the expected increase of the prey. Other vertebrates that may eat spiders (e.g. birds) were present on the very large island (and often observed within or near the experimental plots), but they were very infrequently observed on the very small islands and somewhat less infrequently observed on the medium-to-large islands. It is likely that invertebrate predators of spiders, e.g. hymenoptera, also are more abundant the larger the island (e.g. Schoener et al., 1995). Hence the impact of lizards on spiders may have been weaker, the larger the island, because predation was more diffuse, the larger the island. Actual predation on the lizards them-

selves, expected to be highest on the very large island, would further weaken the lizard effect, i.e., soften the consequences of removing the predator. Somewhat at variance with this general hypothesis is that the magnitude of the effect of lizards on spiders we found on the very large island was similar to that found by Dial and Roughgarden (1995) in a Puerto Rican rain forest, despite the latter's greater complexity. This suggests that the relation of degree of diffuse predation to the strength of the lizard effect may level off over large to very large island sizes.

Finally, the hypothesis that smaller islands are more physically disturbed, therefore have lower population densities which imply weaker species interactions, is clearly contradicted by our data. Probably this is because the reproductive rate of lizards is so high that invading predators multiply rapidly, as has been shown in other lizard introduction experiments (Schoener and Schoener, 1983; Losos and Spiller, in press) and has indeed happened in the introduction experiment discussed here. The data are, however, consistent with the opposing hypothesis given in the introduction: predators reduce populations to such sizes that they are more likely to be "finished off" by physical factors, or vice versa (indeed, additive density-independent mortality factors act effectively to reduce the intrinsic rate of increase, r , which means that removal of one of them leads to a greater effect ratio when the others are present than when they are not). We have no direct evidence of such a mechanism, but we do find that the rarer species are those becoming extinct most readily (Schoener and Spiller, 1996; Spiller and Schoener, 1998).

A secondary result of our comparisons is that the difference between large and small islands in effect ratio is smaller for indirect than direct effects. If indirect effects in general are small, then this would be expected, because all ratios would tend to be small, hence similar. In fact, arguments exist for indirect effects being smaller than direct effects overall (Schoener, 1993; Abrams et

al., 1996), and this has been found to varying degrees, both in our studies (Spiller and Schoener, 1994; Schoener and Spiller, in press) and in other studies (Schoener, 1993; Menge, 1995). However, while indirect effects might tend to be smaller than direct effects, the difference in effect ratios could be the same for large and small islands. Clearly, the explanation of this secondary result should it be real—and more corroborative evidence is needed—awaits additional theoretical work.

In conclusion, when the precise question is asked, does removal of a given type of predator affect prey more on a small or on a large island, the answer is resoundingly more on the former. Different precise forms of the general question concerning the relative strengths of ecological interactions on small vs large islands may have different answers. Ours, however, has important implications for the kinds of sites that would be especially sensitive to the effects of an introduced predator. In particular, isolated sites such as islands will be affected more than equivalently sized sites on a mainland, and the smaller the island, the greater the impact. Likewise, fragmentation of mainland habitats into small isolated sites would particularly affect their vulnerability to an invading predator. Thus our results may provide a preview of impending environmental devastation yet at the same time confer some causal understanding that helps point the way toward prevention and even cure.

Acknowledgments

We thank the NSF for support.

Bibliography

- Abrams, P., Menge, B. A., Mittelbach, G. G., Spiller, D. and Yodzis, P. 1996. The role of indirect effects in food webs. *In: Polis, G. A. and Winemiller, K. O. (eds.), "Food webs: integration of pattern and dynamics"*: 371-395. Chapman and Hall, New York, NY.
- Andrewartha, H. G. and Birch, L. C. 1954. *Distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Belovsky, G. 1987. Extinction models and mammalian persistence. *In: Soulé, M. (ed.), "Viable Populations for Conservation"*: 35-57. Cambridge University Press, Cambridge.
- Case, T. J. 1995. Surprising behavior from a familiar model and implications for competition theory. *Am. Nat.*, 146: 961-966.
- Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184.
- Dial, R. and Roughgarden, J. 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology*, 76: 1821-1834.
- Diamond, J. M. 1984. "Normal" extinctions of isolated populations. *In: Nitecki, M.H. (ed.), "Extinctions"*: 191-246. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Fretwell, S. D. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.*, 20: 169-185.
- Goel, N. S. and Richter-Dyn, N. 1974. *Stochastic models in biology*. Academic Press, New York, NY.
- Hairton, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.*, 94: 421-425.
- Hanski, I. 1997. Predictive and practical metapopulation models: the incidence function approach. *In: Tilman, D. and Kareiva, P. (eds.), "Spatial ecology"*: 21-45. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hixon, M. A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. *In: Sale, P. F. (ed.), "The ecology of fishes on coral reefs"*: 475-508. Academic Press, San Diego, CA.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. *In: Ricklefs, R. E. and*

- Schluter, D. (eds.), "Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives": 77-88. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Holt, R. D. 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective. *In*: Polis, G. A. and Winemiller, K. O. (eds.), "Food webs: integration of patterns and dynamics": 313-323. Chapman and Hall, New York, NY.
- Jager, H. I. and Gardner, R. H. 1988. A simulation experiment to investigate food web polarization. *Ecol. Modell.*, 41: 101-116.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- Losos, J. B. and Spiller, D. A. in press. Differential colonization success and asymmetrical competition between two lizard species. *Ecology*.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York, NY.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McNab, B. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.*, 97: 133-139.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol. Monogr.*, 65: 21-74.
- Menge, B. A., Berlow, E. L., Blanchette, C. A., Navarrete, S. A. and Yamada, S. B. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecol. Monogr.*, 64: 249-286.
- Pacala, S., Rummel, J. and Roughgarden, J. 1983. A technique for enclosing *Anolis* lizard populations under field conditions. *J. Herpetol.*, 17: 94-97.
- Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature?* University of Chicago, Press, Chicago, IL.
- Pimm, S. L., Jones, H. L. and Diamond, J. 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.*, 132: 757-785.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43: 185-215; 410-432.
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan, New York, NY.
- Schoener, T. W. 1968a. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49: 123-141.
- Schoener, T. W. 1968b. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-726.
- Schoener, T. W. 1973. Population growth regulated by intraspecific competition for energy or time: some simple representations. *Theor. Popul. Biol.*, 4: 56-84.
- Schoener, T. W. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theor. Popul. Biol.*, 6: 265-307.
- Schoener, T. W. 1976a. Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity. *Theor. Popul. Biol.*, 10: 309-333.
- Schoener, T. W. 1976b. The species-area relation within archipelagoes: models and evidence from island land birds. *Proceedings of the XVI International Ornithological Congress*: 629-642.
- Schoener, T. W. 1987. Leaf pubescence in buttonwood: community variation in a putative defense against defoliation. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 84: 7992-7995.
- Schoener, T.W. 1988. Leaf damage in island buttonwood, *Conocarpus erectus*: correlations with pubescence, island area, isolation and the distribution of major carnivores. *Oikos*, 53: 253-266.
- Schoener, T. W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70: 1559-1589.
- Schoener, T. W. 1993. On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. *In*: Kawanabe, H., Cohen, J. E. and Iwasaki, K. (eds.), "Mutualism and community organiza-

- tion: behavioral, theoretical, and food-web approaches": 365-411. Oxford University Press, New York, NY.
- Schoener, T. W. and Schoener, A. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia*, 1978: 390-405.
- Schoener, T. W. and Schoener, A. 1980. Densities, sex ratios, and population structure in four species of Bahamian *Anolis* lizards. *J. Anim. Ecol.*, 49: 19-53.
- Schoener, T. W. and Schoener, A. 1982a. The ecological correlates of survival in some Bahamian *Anolis* lizards. *Oikos*, 39: 1-16.
- Schoener, T. W. and Schoener, A. 1982b. Interspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*, 63: 809-823.
- Schoener, T. W. and Schoener, A. 1983. The time to extinction of a colonizing propagule of lizards increases with island area. *Nature*, 302: 332-334.
- Schoener, T. W. and Spiller, D. A. 1992. Is extinction rate related to temporal variability in population size? An empirical answer for orb spiders. *Am. Nat.*, 139: 1176-1207.
- Schoener, T. W. and Spiller, D. A. 1995. Effect of island predators and area on invasion success: a field experiment with spiders. *Science*, 267: 1811-1813.
- Schoener, T. W. and Spiller, D. A. 1996. Devastation of prey diversity by experimentally introduced predators in the field. *Nature*, 381: 691-694.
- Schoener, T. W. and Spiller, D. A. in press. Indirect effects in an experimentally staged invasion by a major predator. *Am. Nat.*
- Schoener, T. W., Spiller, D. A. and Morrison, L. W. 1995. Variation in the hymenopteran parasitoid fraction on Bahamian islands. *Acta Oecol.*, 16: 103-121.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1988. An experimental study of the effect of lizards on web-spider communities. *Ecol. Monogr.*, 58: 57-77.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1990a. Lizards reduce food consumption by spiders: mechanisms and consequences. *Oecologia*, 83: 150-161.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1990b. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature*, 347: 469-472.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology*, 75: 182-196.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1995. Long-term variation in the effect of lizards on spider density is linked to rainfall. *Oecologia*, 103: 133-139.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1996. Food-web dynamics on some small subtropical islands: effects of top and intermediate predators. In: Polis, G. A. and Winemiller, C. (eds.), "Food webs: integration of pattern and dynamics": 160-169. Chapman and Hall, London.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1997. Folivory on islands with and without insectivorous lizards: an eight-year study. *Oikos*, 78: 15-22.
- Spiller, D. A. and Schoener, T. W. 1998. Lizards reduce spider species richness by excluding rare species. *Ecology*, 79: 503-516.
- Terborgh, J. and Winter, B. 1980. Some causes of extinction. In: Soulé, M. E. and Wilcox, B. A. (eds.), "Conservation Biology": 119-134. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Turner, F. B., Jennrich, R. I. and Weintraub, J. D. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*, 50: 1076-1081.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.*, 65: 590-597.



*PER UN MUSEU DE LA
NATURALES A CIUTAT*

Some ecological implications of the broadening habitat and trophic niche of terrestrial vertebrates in the Canary Islands

Manuel NOGALES

Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna 38206 La Laguna, Tenerife. Canary Islands, Spain. Fax number: 22 318311. E-mail: mnogales@ull.es.

Nogales, M. 1999. Some ecological implications of the broadening habitat and trophic niche of terrestrial vertebrates in the Canary islands. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears 6 / Mon. Inst. Est. Bal.* 66: 67-82. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca

Two of the most important evolutionary tendencies of vertebrates in islands are the broadening habitat and trophic niche with regards to those relative species that live in continental ecosystems. Therefore, we present two cases related with these phenomenon and their ecological implications in the Canarian Archipelago. Common Raven (*Corvus corax*) is present in all environments of the Canary Islands where vegetation is highly structured according to altitude creating different types of macrohabitats. The role of the Common Raven (*Corvus corax*) (Corvidae) as a seed dispersal agent for plants in the Canary Islands was studied by means of analysing 2672 pellets collected from all islands of the archipelago. Seeds of 16 species of phanerogams were found (4 endemic to the Canaries, 3 endemic to the Macaronesian islands, 6 non endemic, and 3 introduced by humans). The quality of the transport of seeds between habitats was evaluated in a preliminary way by making use of the very high fidelity of the plant species to particular macrohabitats. Of the 102580 potentially fertile seeds (excepting the other 51061 infertile *Ficus carica* seeds) transported by Common Ravens, 76.5% were regurgitated in theoretically suitable habitat while the remaining 23.5% were taken to habitats that were not appropriate for the establishment. Considering results from germination and viability experiments and macrohabitat patterns of dispersal, the Common Raven seems to be an important disperser for 9 plant species: *Lycium intricatum* (Solanaceae), *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), *Rubia fruticosa* and *Plocama pendula* (Rubiaceae), *Juniperus turbinata* and *J. cedrus* (Cupressaceae), *Phoenix canariensis* (Arecaceae), *Asparagus pastorianus* (Liliaceae) and *Myrica faya* (Myricaceae).

Endemic Canarian lizards genus *Gallotia* show a clear tendency to consume vegetarian diet which contrast with the insectivorous feeding habits from the majority of continental lizard species. *G. atlantica* consume a high amount of *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits and these lizards are heavily predated by the shrike (*Lanius excubitor*). Indirect seed dispersal in the system: *Lycium*,

lizards and shrikes was studied in Alegranza, a xerophytic small island of the Canarian Archipelago. A total of 835 seeds (224 obtained from lizard droppings and 611 from shrike pellets) were found by analysing 123 droppings and 146 pellets respectively. *Lycium* fruit remains (including seeds) were observed in 31.7% of the lizard droppings and 50% of the shrike pellets. *Lycium* seeds were significantly matched with the presence of lizard remains in shrike pellets. Seeds in shrike pellets have come from fruit consumed by lizards which have been predated by the shrikes, and not directly from bird frugivory. Seeds from shrike pellets showed significantly higher germination rates than those from uneaten fruits and lizard droppings. It seems probable that different treatments in the guts of each species and retention time could be two of the main factors influencing the germination process. While gut pass time in *G. atlantica* has been estimated to be 2.42 days on average, the retention time of a seed inside a shrike gizzard is much shorter (45-55 min). This is a new case of the scarcely known phenomenon of indirect seed dispersal, which seems to acquire a relatively important role in small islands where the animal-plant interaction are very intense and all the elements of the system are native.

Keywords: trophic niche, habitats, ecology, evolution, islands, vertebrates, Canaries.

Algunes implicacions ecològiques de l'eixamplament del nínxol tròfic de vertebrats a les illes Canàries.

Dues de les més importants tendències evolutives de les espècies de vertebrats a les illes són l'eixamplament de l'hàbitat i del nínxol tròfic respecte els dels seus parents continentals. Presentam dos casos relacionats amb aquests fenòmens i discutim les seves implicacions ecològiques a l'arxipèlag canari.

El corb comú (*Corvus corax*) es troba a tots els ambients de les Illes Canàries, on la vegetació està molt estructurada d'acord amb l'altitud, creant diferents tipus de macrohàbitats. El paper dels corbs com a agents dispersors de llavors de plantes a les Illes Canàries va esser estudiat mitjançant l'anàlisi de 2672 egagròpiles recol·lectades a totes les illes de l'arxipèlag. Es varen trobar llavors de 16 espècies de fanerògames (4 endèmiques de Canàries, 3 endèmiques de les illes macaronèsiques, 6 no endèmiques i 3 introduïdes pels humans). La qualitat del transport de llavors entre hàbitats va esser avaluat d'una manera preliminar fent servir la fidelitat molt alta de les espècies de plantes als macrohàbitats concrets. De les 102580 llavors potencialment fèrtils (excloses les altres 51061 llavors no fèrtils de *Ficus carica*) transportades pels corbs, el 76,5 % varen esser regurgitades a hàbitats teòricament adequats, mentre que el 23,5 % restant varen esser duites a hàbitats que no eren apropiats per a l'establiment de les plantes. Si es tenen en compte els resultats dels experiments de germinació i viabilitat i els patrons de macrohàbitat de la dispersió, el corb sembla esser un dispersor important per a 9 espècies de plantes: *Lycium intricatum* (Solanaceae), *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), *Rubia fruticosa* i *Plocama pendula* (Rubiaceae), *Juniperus turbinata* i *J. cedrus* (Cupressaceae), *Phoenix canariensis* (Arecaceae), *Asparagus pastorianus* (Liliaceae) i *Myrica faya* (Myricaceae).

Les sargantanes endèmiques del gènere *Gallotia* presenten una tendència a tenir una dieta vegetariana, que contrasta amb els hàbits insectívors de la majoria de sargantanes continentals. *Gallotia atlantica* consumeix una quantitat elevada de fruits de *Lycium intricatum* (Solanaceae), i aquestes sargantanes són fortament depredades pel cap-xerigany (*Lanius excubitor*). A Alegranza, una petita illa xerofítica de l'arxipèlag canari, es va estudiar la dispersió de llavors indirecta al sistema *Lycium*, sargantanes i cap-xerigany. Es va trobar un total de 835 llavors (224 provinents d'excrements de sargantanes i 611 d'egagròpiles de cap-xerigany) rera l'anàlisi de 123 excrements i 146 egagròpiles respectivament. Es

varen observar les restes de fruits de *Lycium* (llavors incloses) al 31,7 % dels excrements de sargantanes i al 50 % d'egagròpiles de cap-xerigany. Les llavors de *Lycium* es trobaven significativament associades amb la presència de restes de sargantanes a les egagròpiles de cap-xerigany. Les llavors a les egagròpiles de cap-xerigany provenen de fruits consumits per les sargantanes depredades pels cap-xerigany, i no per frugivoria ornítica directa. Les llavors provinents de les egagròpiles de cap-xerigany presentaven unes taxes de germinació més elevades que les dels fruits no consumits i les dels excrements de les sargantanes. Sembla probable que tractaments diferents al tracte digestiu de cada espècie i el temps de retenció puguin ésser els dos factors principals que influeixen en el procés de germinació. Mentre que el temps de pas pel tracte digestiu a *Gallotia atlantica* s'ha estimat en 2,42 dies com a promig, el temps de retenció d'una llavor al gavatx d'un cap-xerigany és molt més curt (45-55 minuts). Aquest és un nou cas del fenomen poc conegut de la dispersió indirecta de llavors, que sembla adquirir un paper relativament important a illes petites, on les interaccions planta-animals són molt intenses i tots els elements del sistema són nadius.

Paraules clau: Nínxol tròfic, Hàbitats, Ecologia, Evolució, Illes, Vertebrats, Canàries.

General evolutionary ecology tendencies of vertebrates in islands

Oceanic islands offer special opportunities for researching evolutionary ecology phenomena in terrestrial vertebrates that have adapted to this particular ecosystem. Some of the most important evolutionary tendencies of vertebrates that have evolved in islands are related with broader habitats and trophic niche, reduction of the clutch size, adaptative radiation, tendency to evolve to giant or dwarf forms, among others. Competition seems to restrict the abundance of a species and its utilisation of resources in continental areas. However, in island populations it could reach higher densities, to occupy different habitats and have broader niches than their mainland relatives (Gorman, 1979). This tendency among animals gives rise to different ecological interactions that have to do with three basic phenomenons, competition, predation and mutualism. The last process include two main aspects: 1) pollination, a critical step in the sexual reproduction of flowering plants, and 2) seed dispersal that may enhance parental fitness in several ways. Mutualisms on younger islands (e.g. volcanic ones) is probably more generalist than older islands with relict continental biotas such as Madagascar,

New Caledonia or New Zealand (Given, 1995).

Despite the great interest that pollination and seed dispersal show in islands environments, a small number of contributions have been carried out. Therefore, the two cases presented here are related with the first two evolutionary ecological aspects mentioned (broadening habitat and trophic niche) and we expose its ecological implications in the Canary Islands under the context of mutualism relationship. Previously to show these two cases and in order to get a general knowledge of the origin, situation, climate and natural history of the Canarian Archipelago, a general overview is presented.

THE CANARY ISLANDS

The Canary Archipelago, composed by seven main islands, is of volcanic origin and lies in the Atlantic Ocean about 100 km (at its nearest point) from the African continent (Fig. 1). The highest point is on Tenerife (Pico Teide: 3718 m a.s.l.), while the lowest island, Lanzarote, reaches only 671 m a.s.l. The largest island, Tenerife, is 2036 km² and the smallest, El Hierro, is 278 km². The climate on the Canaries varies distinctly with altitude. Mean temperature and annual precipitation ranges from about 21°C and 100-300 mm,

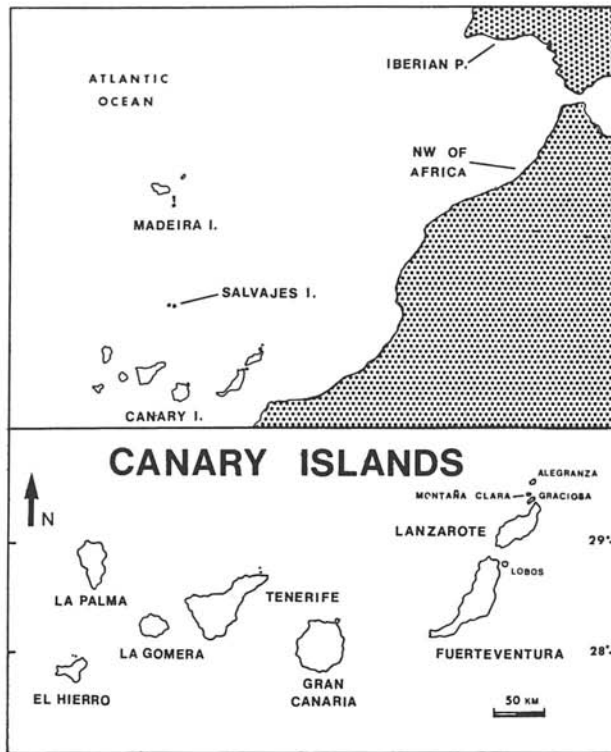


Figure 1. Situation of the Canary Islands in the Atlantic Ocean.

Figura 1. Situació de les illes Canàries a l'oceà Atlàntic.

respectively, in the coastal zone to about 9°C and 500-800 mm, respectively, in the mountain zone. Longitude also plays an important role in climate variation. The eastern islands closest to Africa (Lanzarote and Fuerteventura) are low in altitude and highly influenced by dry winds from the Sahara Desert. Here vegetation is characterised by xerophytic shrubs that only occur in lowlands of the higher central and western islands of the Canaries (Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma and El Hierro). These larger islands, however, have highly structured forest zones distributed basically as a function of altitude and orientation (Fig. 2). In the upper part of the xerophytic shrub, there are remains of a transition forest that was altitudinally located between the xerophytic shrub and the laurel forest (see Fig. 2). This macrohabitat, composed by species as *Juniperus turbinata* or *Phoenix canariensis*, has been

drastically reduced due to human activities. The dense evergreen laurel forest found on the northern sides of larger islands, consists of nearly 20 species of trees and shrubs. Above the laurel forest and xerophytic shrub is a monospecific pine forest of the endemic *Pinus canariensis* forming an open, dry woodland. The vegetation of the highest parts is characterised by a sparse shrub of leguminous plants.

The flora of the Canaries has affinities with those of the archipelagoes of the Azores, Madeira, Salvages and Cape Verde, and all these have been grouped into the so-called 'Macaronesian Islands'. A large proportion of the floristic elements seem to have their origin in the Tertiary flora (especially that of the Pliocene and Miocene) which occupied the regions surrounding the Tethys Sea, primarily in the Mediterranean basin and North Africa (Bramwell, 1974).

Vertebrates broadening habitat and trophic niche in the Canary Islands: Ecological implications

*The case of the seed dispersal by Common Ravens *Corvus corax* among island habitats.*

The Common Raven (*Corvus corax*) (Corvidae) is markedly omnivorous through most of its range (Heinrich, 1989; Nogales and Hernández, 1997), and birds from different areas show qualitatively similar diets, although there are considerable quantitative differences (Nogales and Hernández, 1997). While diets in continental environments are dominated by vertebrates throughout the year, Common Ravens on certain subtropical oceanic islands (e.g. Canary Islands) include much wild fruit in their diet (Nogales and

Hernández, 1994). This apparent broadening of trophic niche is a well-documented phenomenon in island birds (Grant, 1965; McArthur *et al.*, 1972).

On islands with important altitudinal differences, such as the Canaries, the vegetation is highly structured, creating different types of macrohabitats (Ceballos and Ortuño, 1951) (Fig. 2), and ravens readily move between these macrohabitats, allowing a study of large-scale seed movement. In contrast, most studies address dispersal effectiveness at the microhabitat level (Murray, 1988; Schupp, 1993; Ellison *et al.*, 1993).

The main objective in this case was to study the effects of Common Raven gut passage on the viability and germination of seeds and the reliability of delivering seeds to a macrohabitat appropriate for plant establishment.

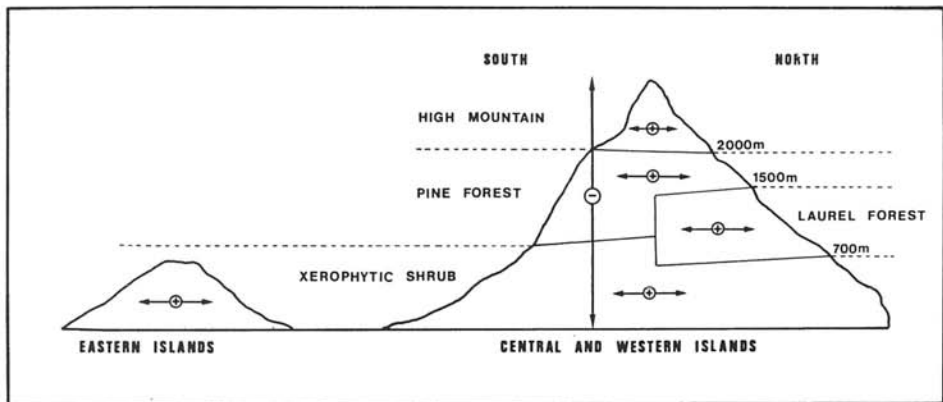


Figure 2. Altitudinal distribution of the main macrohabitats of the Canary Islands, and ecological implications of seed dispersal by Common Ravens (*Corvus corax*) in the various islands. (+): 'horizontal' dispersal in which the seeds remain in the same habitat. (-): 'vertical' dispersal in which propagules are displaced into different habitats. Central and western islands: Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma and El Hierro. Eastern islands: Lanzarote and Fuerteventura.

Figura 2. Distribució altitudinal dels principals macrohàbitats de les illes Canàries, i implicacions ecològiques de la dispersió de llavors per corbs (*Corvus corax*) a diferents illes. (+) dispersió 'horitzontal' en que les llavors romanen al mateix hàbitat. (-): dispersió 'vertical' en que els propàguls són desplaçats a diferents hàbitats. Illes centrals i occidentals: Gran Canaria, Tenerife, La Gomera, La Palma i El Hierro. Illes orientals: Lanzarote i Fuerteventura.

Seeds were obtained from 2672 Common Ravens regurgitation pellets collected on the 7 main islands (Lanzarote: 248, Fuerteventura: 296, Gran Canaria: 491, Tenerife: 69, La Gomera: 352, La Palma: 13, El Hierro: 1032) and islets (Lobos: 40, La Graciosa: 69, Alegranza: 30, Montaña Clara: 28, Roque del Este: 4). Judging by the rapid disintegration of pellets over winter, the material collected during summer visits was probably produced in spring and summer, coinciding with fruiting of most plant species the Common Raven eats in the Canaries (Nogales and Hernández, 1994).

In order to test the effect of regurgitation from the digestive tract of the Common Raven on seed germination, regurgitated seeds were sown by utilising a standard substrate (lapilli, turf and forest soil). This experiment was performed in a greenhouse every day for 3 months (90 days), until no further germination was detected (for more information on the germination method see Valido and Nogales, 1994). Since germination of seeds from pellets varied extremely, we also performed a comparison of viability of randomly selected seeds from pellets and seeds from plants ($n = 70$ respectively) with the 2, 3, 5 triphenyl tetrazolium test (Scharpf, 1970).

The effect of transport of seeds by the Common Raven between macrohabitats was evaluated by comparing the potential ecological possibilities for establishment provided by the habitats where the seeds were regurgitated with those of the most probable typical habitat. All the plant species consumed by Common Ravens show high fidelity to particular macrohabitats (e.g. Rivas-Martínez, 1983; Bramwell and Bramwell, 1990). We can assess a measure of effectiveness of dispersal (*sensu* Schupp, 1993) at a large geographic scale: the proportion of a population's seeds that are dispersed into an unsuitable macrohabitat.

Although it is not easy to determine the significance of dispersal simply by observation of birds eating or transporting fruits,

Herrera and Jordano (1981) and Schupp (1993) cite some basic requirements. From the quantitative point of view, seed dispersal depends on 1) the number of visits made to the plant by a disperser, and 2) the number of seeds dispersed per visit. From the qualitative point of view, seed dispersal depends on 1) the quality of treatment given to a seed in the mouth and gut, and 2) the quality of seed deposition as determined by the probability that a deposited seed will survive and become adult.

In our case the quantitative requirements mentioned seem to be satisfied (see Table 1, and Nogales and Hernández, 1994). A total of 153641 seeds of 16 species were recovered from regurgitated pellets and 73.4% contained at least one seed. Of the 16 species of phanerogams represented in the pellets, 7 (43.8%) were taxa endemic to the Canaries or to the Macaronesian islands (4 and 3 respectively), 6 (37.4%) were native but not endemic, and another 3 (18.8%) have been introduced by humans (Table 1). The most common seed was *Opuntia ficus-indica* which has been introduced. *Ficus carica* had the second largest number of seeds in the pellets ($n = 51\ 061$). Because it is infertile in the Canaries, it is not considered further. Among the native plants, *Rubia fruticosa* showed the largest representation.

The number of seeds transported in each visit to a plant is positively correlated with the size of the birds (Howe and Steven, 1979). The large Common Raven can ingest many fruits, showing a large capacity of seed delivery. Given the large interspecific variation in the size of seeds obtained from the pellets, it seems likely that Common Ravens do not have great problems with the burden imposed by different-sized fruit, although this factor is very important in the selection of fruit by small and medium-sized birds (Herrera, 1981; Snow and Snow, 1988). This low level of selection by size conforms with that described by Moermond and Denslow (1985) for dispersal by large birds.

With respect to the qualitative requirements, the effect of the Common Raven on the seeds -either through manipulation or regurgitation- does not produce large losses in most plant species, as demonstrated by the viability tests. The percentage of viable seeds did not differ significantly for any species between pellet seeds and seeds obtained directly from the plants (G-test; $df = 1$; $P > 0.05$ for each species and treatment respectively). This may be partly due to the lack of strongly developed musculature in the gizzard of the Common Ravens (Oelhafen-Gandolla and Ziswiler, 1981). Furthermore, the treatment provided by the digestive tract of this corvid improves seed germination in 6 species, has a negligible effect in 4, and reduces germination in 3 (Table 1). Few studies on birds have compared the germination of seeds eaten with controls collected directly from the plants, despite the potential importance of this research field (e.g. Howe *et al.*, 1985; Katusic-Malmberg and Wilson, 1988; Schupp, 1993; Ellison *et al.*, 1993). The results obtained in these studies vary and depend to a large extent on the species of plants and animals involved (Lieberman and Lieberman, 1986; Izhaki and Safriel, 1990; Ellison *et al.*, 1993).

With regards to the second aspect mentioned on the quality of seed dispersal, an important factor determining the importance of dispersal are the movements of the birds after eating the fruit (Howe and Primack, 1975). Table 1 summarizes number of seeds potentially dispersed to habitats that appear to be ecologically suitable for the establishment and growth of each species. Without taking into account the infertile seeds from *F. carica*, 76.5% of the 102580 seeds transported by the Common Ravens in all the islands were regurgitated in their original habitat types, and the remaining 23.5% were moved into habitats inadequate for establishment.

Considering whole data of the islands, more than 90% of the seeds of 9 species were moved to suitable macrohabitats and only 2 species had less than 50% dispersed to an appropriate macrohabitat. The dispersal path

followed by the seeds in the mountainous islands of the Canaries, described in the present case, show that the majority of seeds dispersed by Common Ravens are not displaced out of their native habitats. Data on viability, germination and seed delivery to appropriate habitats suggest that Common Raven act as an apparently important seed disperser for 8 species (*L. intricatum*, *O. ficus-indica*, *R. fruticososa*, *J. turbinata*, *J. cedrus*, *Phoenix canariensis*, *M. faya* and *P. pendula*) (see Table 1). Even if the effect of the bird significantly reduces germination for *A. pastorianus*, the other results (seed viability and habitat suitability) suggest that dispersal may be important. Nevertheless, some other species do not seem to benefit. For instance, most seeds of *O. dillenii* and *Pinus canariensis* are moved into unfavourable habitats, although Common Ravens improve germination in *O. dillenii*. Species typical of the laurel forest (*V. moccanera*, *L. azorica*, *I. canariensis* and *R. inermis*), were consumed only rarely and no seed germination was observed after passing through the gut of the Common Raven.

Common Ravens seem to play an important role in the dispersal of certain endemic plants in the Canaries. For the endemic *J. cedrus* -a species considered "endangered" by IUCN- no other dispersal agent is known at the moment in the islands. For this reason, the future of the species could partially depend on the number of Common Ravens, whose populations are gradually undergoing a major decline in the Canary Archipelago (Nogales, 1992). The results presented provide additional evidence that effective dispersal does not necessarily depend on specialist frugivores as has been indicated by some authors (Moermond and Denslow, 1985). A particularly clear case of the importance of a non-specific dispersal agent concerns *O. ficus-indica*, a species introduced by humans into the Canaries in the 19th century. This cactus has now become a characteristic feature of some Canary Island landscapes in dry areas.

The phenomenon presented in this case could be relevant and extended to those areas

Species	Biogeogr. Range	N° of seeds dispersed	% seeds dispersed	% seeds moved to suitable habitats	Maxim. % plant species dispersed in the context of one island	% of Germination		G-test	P ^a	% viable seeds from Raven pellets
						Raven	Plant			
Apas	NNE	1 336	1.30	100.0	50.5(F)	67.1	94.0	14.1	<<0.001	100.0
Lint	NNE	1 504	1.47	96.9	39.7(F)	44.3	44.0	0.019	0.98	90.0
Ppen	CE	541	0.53	92.1	6.0(C)	52.0	26.0	7.20	0.007	96.4
Rfeu	ME	17 947	17.50	100.0	22.1(H)	52.9	60.0	0.72	0.39	100.0
Jced	CE	79	0.077	69.6	29.6(P)	16.0	4.3	4.79	0.029	0.0
Jtur	NNE	1 765	1.72	89.0	2.2(H)	10.1	0.0	9.37	0.014	50.0
Phocan	CE	262	0.26	100.0	6.7(G)	54.9	2.6	36.31	<<0.001	90.2
Odill	TIH	6 556	6.39	35.3	44.5(T)	12.9	0.0	13.09	<<0.001	96.6
Ofic	TIH	68 886	67.15	72.5	90.1(G)	30.0	8.6	10.82	0.001	100.0
Vmoc	ME	538	0.52	97.0	0.7(H)	0.0	5.7	5.43	0.020	-
Mfay	NNE	2 919	2.84	83.9	3.7(H)	35.7	28.6	0.82	0.36	90.0
Ican	ME	61	0.059	100.0	0.075(H)	0.0	0.0	-	-	-
Lazo	NNE	14	0.013	100.0	5.2(P)	0.0	0.0	-	-	-
Rine	NNE	13	0.012	100.0	0.4(G)	0.0	38.0	10.73	0.001	-
Pincan	CE	159	0.16	42.8	0.5(C)	44.1	35.7	0.82	0.41	25.0

a. analysis correspond to chi-square tests

Table 1. Germination, viability and number of seeds observed in the pellets of Common Ravens (*Corvus corax*) in the Canary Islands. Plant species = **Apas**: *Asparagus pastorianus* (Liliaceae), **Lint**: *Lycium intricatum* (Solanaceae), **Ppen**: *Plocama pendula* (Rubiaceae), **Rfru**: *Rubia fruticosa* (Rubiaceae), **Jced**: *Juniperus cedrus* (Cupressaceae), **Jtur**: *Juniperus turbinata* (Cupressaceae), **Phocan**: *Phoenix canariensis* (Arecaceae), **Odill**: *Opuntia dillenii* (Cactaceae), **Ofic**: *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), **Vmoc**: *Visnea mocanera* (Theaceae), **Mfay**: *Myrica faya* (Myricaceae), **Ican**: *Ilex canariensis* (Aquifoliaceae), **Lazo**: *Laurus azorica* (Lauraceae), **Rine**: *Rubus inermis* (Rosaceae) and **Pincan**: *Pinus canariensis* (Pinaceae). Islands = F:

Fuerteventura, T: Tenerife, C: Gran Canaria, G: La Gomera, P: La Palma, H: El Hierro. Biogeography range = CE: Canary endemism, ME: Macaronesian endemism, NNE: native, non-endemic taxon, TIH: taxon introduced by humans. *Ficus carica* (Moraceae) seeds are excluded from this table because they are infertile. Seeds from that species are not included in the calculations presented here.

Taula 1. Germinació, viabilitat i nombre de llavors observades a egagròpiles de corb (Corvus corax) a les Illes Canàries. Espècies de plantes = Apas: Asparagus pastorianus (Liliaceae), Lint: Lycium intricatum (Solanaceae), Ppen: Plocama pendula (Rubiaceae), Rfru: Rubia fruticosa (Rubiaceae), Jced: Juniperus cedrus (Cupressaceae), Jtur: Juniperus turbinata (Cupressaceae), Phocan: Phoenix canariensis (Arecaceae), Odill: Opuntia dillenii (Cactaceae), Ofic: Opuntia ficus-indica (Cactaceae), Vmoc: Visnea mocanera (Theaceae), Mfay: Myrica faya (Myricaceae), Ican: Ilex canariensis (Aquifoliaceae), Lazo: Laurus azorica (Lauraceae), Rine: Rubus inermis (Rosaceae) and Pincan: Pinus canariensis (Pinaceae). Illes = F: Fuerteventura, T: Tenerife, C: Gran Canària, G: La Gomera, P: La Palma, H: El Hierro. Categories biogeogràfiques = CE: Endemisme canari, ME: Endemisme macaronesi, NNE: tàxon nadiu, no endèmic, TIH: tàxon introduït pels. S'han exclòs d'aquesta taula les llavors de Ficus carica (Moraceae) per mor que no són fèrtils. Les llavors d'aquesta espècie no s'han inclòs als càlculs que presentam.

where small habitat surfaces are highly differentiated altitudinally, such as the high oceanic islands and even elevated mountain zones of continental areas.

The case of the indirect seed dispersal of shrikes, lizards and Lycium intricatum (Solanaceae) fruits on the lowlands of the Canaries (Alegranza I.).

Island ecosystems, often represented by relict fauna and flora, harbour some important examples of herbivory by lizards (e.g. Sadek, 1981; Machado, 1985; Feller and Drost, 1991; Naranjo *et al.*, 1991; Sáez and Traveset, 1995). Several studies have emphasized the importance of these reptiles as seed dispersers in different islands worldwide (Rick and Bowman, 1961; Iverson, 1985; Whitaker, 1987; Traveset, 1995) and in the Macaronesian islands in particular (Barquín and Wildpret, 1975; Barquín *et al.*, 1986; Valido and Nogales, 1994). Frugivorous reptiles are preyed upon by an array of raptors that act as secondary seed dispersers in a variety of habitats (Ridley, 1930; Howe and Smallwood, 1982; van der Pijl, 1982). The few papers published on this matter reported birds as intermediate seed vectors (Damstra,

1986; Hall, 1987; Dean and Milton, 1988). All these studies, largely based on descriptive information, were carried out in continental habitats, and results were rarely, if ever, interpreted in the context of plant-animal interactions.

Previous studies of indirect seed dispersal in the different habitats of the Canary Islands have focused on the interaction of an introduced top predator (*Felis catus*) with the endemic frugivorous lizards belonging to the genus *Gallotia* (Nogales *et al.*, 1996). It was shown that the secondary seed vector does not seem to have a great quantitative effect on natural regeneration of plants when comparing direct vs. indirect seed dispersal. Virtually nothing is known about the relevance of indirect seed dispersal, at species or community level, in complex or even in apparently simple arrays of interacting species. Nevertheless, the phenomenon may be important for the effective dissemination of certain animal-dispersed plants on small islands. Here we deal with a system in which the players are an endemic frugivorous lizard species and one of its main natural predators (a shrike), whose interactions potentially influence the seed dispersal and establishment

of the only available fleshy-fruited plant species. Alegranza, a small island located in the north east of the Canary Islands, where the fleshy-fruited plant *Lycium intricatum* (Solanaceae) coexists with a small lizard *Gallotia atlantica* and a shrike *Lanius excubitor*, provides this apparently system framework. The main target pursued is to demonstrate the indirect seed dispersal and to study the quality of the dispersal carried out by the different disperser agents.

Field work was conducted in the mentioned island, the northernmost component of the archipelago located about some 17 km north of Lanzarote, with an area of about 10.5 km² and a maximum altitude of 289 m a.s.l. (La Caldera volcano). Alegranza is uninhabited and its climate is semidesertic with dry summers (Pérez and Henriquez, 1974).

L. intricatum is a common fleshy-fruited, thorny shrub up to 2 metres in height, typical of coastal habitats in the Canaries. It produces berries (average length \pm SD = 7.75 \pm 0.82 mm; diameter = 5.17 \pm 1.76 mm; fresh weight = 0.12 \pm 0.05 g; water content = 71.72 \pm 6.24 %; seed length: ~ 2 mm; n = 40 fruits), which are red when ripe (in winter); this plant is the only fleshy-fruited species on the island.

Lizard droppings and bird pellets, and also *Lycium* ripe fruits, were collected between April 30 and May 3, 1996. Previous inspections indicated the presence of *Lycium* seeds both in pellets of *Lanius* and in *Gallotia* droppings. We also examined a number of shrike pellets which had been collected on Alegranza in 1994 (April 23-28) and 1995 (April 3-5).

A germination experiment was conducted in order to test possible differences in the germination curves of *Lycium* seeds, isolated both from *Lanius* pellets and *Gallotia* droppings, and those collected directly from the plants. In this assay only seeds from 1996 were used. This allowed us to compare germination rates of seeds passed through the gut of lizards with those that had later been ingested by shrikes and with the control groups

(uningested seeds collected directly from plants). For each treatment, 210 seeds were planted in individual pots with a standard substrate (lapilli, turf and forest soil in a ratio of 1-1-2) (For mor details on the germination methods, see Valido and Nogales, 1994).

All lizard species belonging to the genus *Gallotia* in the Canary Islands seem to be omnivorous (Machado, 1985; Molina, 1986 a and b; Naranjo *et al.* 1991; Valido and Nogales, 1994) although *G. atlantica* shows a certain tendency to an insectivorous diet (Molina, 1986b; A. Valido, M. J. Bethercote and J. De Urioste pers. comm.). *Lycium* fruits are heavily consumed by the abundant lizard *G. atlantica* in Alegranza and remains of *Lycium* fruits were found in 31.7% of the lizard droppings analysed (n = 123), and 30% contained at least one seed (n = 224 seeds).

Lycium fruits have a high water content (average = 71.7%; n = 40 fruits) and in xeric islands, this trait makes them an important water source for reptiles since limited locomotion restricts their ability to move to permanent watering points, only three of which exist in this island. Milton (1992) and Valido and Nogales (1994) have also recorded this process in xerophytic habitats. In contrast to the lizards on islands, most Lacertidae are insectivorous in continental zones (e.g. Avery, 1966; Pérez-Mellado, 1982; Valakos, 1986), and a few appear to be omnivorous (Hernández, 1990).

The diet of *Lanius excubitor* from 1994 to 1996 in Alegranza island, revealed *G. atlantica* as its main vertebrate prey there. In 1994, 84% and 93% of shrike pellets at two sites contained lizards remains (n = 60 pellets; N. Puerta and M. N. Zurita, pers. comm.), compared with 91% at a single site in 1995 (n = 31 pellets; T. Barrera and R. González, pers. comm.), and 95% in 1996 (n = 55 pellets; present study). In continental zones their diet is quite similar but lizards are substituted by rodents (Cramp and Perrins, 1993). Plant material is very scarce in the shrike diet, although fleshy fruits of some species (genus *Prunus*, *Rosa*, *Symphoricarpos*) are sporadi-

cally consumed (see Cramp and Perrins, 1993). In some continental sites shrikes can prey on birds such as finches or legitimate seed dispersers such as *Sylvia* spp. and *Erithacus rubecula* L. (Hernández, 1995) and are more likely to act as indirect seed dispersers.

Two of the factors that have been mentioned as most important in germination ability have been retention time in the gut of the disperser (Levey, 1986; Barnea *et al.*, 1992) and the morphological features of the seed coat (Barnea *et al.*, 1990; Barnea *et al.*, 1991). In the present system, the external damage produced by lizards to *Lycium* seeds was negligible. Subsequently, seed treatment in the shrike gizzard resulted in damage to only 3.1% of seeds (Table 2), so we consider that seeds were deposited virtually intact after a two-gut transit. Over half the seeds germinated ($n = 353$; 56%) from the total planted ($n = 630$). Furthermore, a significantly higher number of seeds from the bird pellets (135, 64.3%) germinated compared with those collected from plants (114, 54.3%) and lizard droppings (104, 49.5%) ($\chi^2 = 9.67$; $df = 2$; $P = 0.0079$) (Fig. 3). The differences observed in germination rates among treatments can be attributed to different treatment in the guts of each species and gut retention time of the dispersers. The criteria that define the effectiveness of direct seed dispersal in many seeded plants involve qualitative and quantitative factors. Qualitative factors include the differential mobility of disperser species involved in the interaction, as well as their differential promotion of germination dependent on seed treatment in the mouth and gut (Schupp, 1993). The quantitative factor (i.e. number of seeds dispersed by both lizard and shrike), clearly appears in our indirect dispersal system, to devolve mainly upon the lizard, because the bird rarely eats *Lycium* fruits. In the absence of lizard remains, we found seeds in only two shrike pellets. Association of seed with presence of lizard remains in shrike pellets was high (Table 3), although seeds of *Lycium* were present in only 73 (50%) of 146

shrike pellets analysed (3 years pooled data). The frequency of occurrence of pellets with at least one seed differed significantly between 1994 and 1996 ($\chi^2 = 28.54$; $df = 2$; $P << 0.001$; see Table 3), despite the fact that there were no significant among-year differences in the number of seeds present per shrike pellet (Kruskal-Wallis test; $K = 4.845$; $P = 0.0887$). This suggests fruits were consumed consistently by lizards among years. Thus, although it varied in extent, indirect seed intake by *Lanius* occurred during all three years, indicating that *G. atlantica* is a key intermediate seed vector in the sequential dispersal of *Lycium* seeds by this bird. This could also be the case of other birds, such as raptors, also reported as indirect seed dispersers worldwide (Damstra, 1986; Hall, 1987; Dean and Milton, 1988). In this sense, indirect seed dispersers of *Lycium* seeds in Alegranza may include *Falco tinnunculus*; seeds have been found in Kestrel pellets in spring 1995 (T. Barrera and R. González, pers. comm.).

The quantitative importance of seed dispersal by secondary agents, may however be masked, for certain species by more critical effects of direct dispersers on seed shadows. One of the tasks is to find out to what extent direct dispersal contributes to a seed shadow, in comparison with indirect vectors. In our study area, shrikes apparently preferred to regurgitate their pellets on the top of small hills. In 12 of the 14 perches where pellets were collected, we observed at least one plant of *Lycium*. However, some plants found on these prominences could also have come from seeds previously dispersed directly by lizards. Seed shadows produced by the two species may be qualitatively different because the movements are shorter, and the home range smaller for the lizard (Valido and Nogales, 1994) than for the bird. This may imply a mobilisation of *Lycium* seeds to differentially suitable microhabitats, depending on the pattern of movement of each seed vector and its habitat selection (Schupp, 1993).

Leaving aside the disperser's 'external' behaviour, germination ability, which is

	1994	1995	1996
Number of pellets studied	60	31	55
% of pellets with seeds \pm 95% CL	25	55	75
Mean number of seeds per pellet \pm SD	4.66 \pm 8.00	7.76 \pm 8.68	9.97 \pm 12.10
Range of seeds per pellet	1-32	1-35	1-60
Total number of seeds found	70	132	409
% of damaged seeds	10	0	2.9

Table 2. Analysis of *Lanius excubitor* pellets showing numbers of *Lycium intricatum* seeds removed, and the proportion of damaged seeds over a three year period on Alegranza Island (Canary Archipelago).

Taula 2. Anàlisi d'egagròpiles de *Lanius excubitor* on es mostren els nombres de les llavors de *Lycium intricatum obtingudes, i la proporció de llavors fetes malbé sobre un període de tres anys a l'illa d'Alegranza (arxipèlag canari).*

important to the fitness of the plant, is partially a function of the retention time in the gut of each disperser species (Levey, 1986; Barnea *et al.*, 1992). In laboratory conditions (12 hours daylight and 26-28 °C), gut pass time (GPT) of a solid piece (glass beads) similar in size to *Lycium* seeds in *G. atlantica* is on average 2.42 days (Valido and Nogales, unpubl. data). Seed retention time inside the gizzard of *L. excubitor* is much shorter (45-55 min) (Olsson, 1984 and 1985) and significant seed losses inside the shrike gizzard are prevented by the lack of strong muscles characteristic of grain-eating birds (Oelhafen-Gandolla and Ziswiler, 1981). Overall retention time may, therefore, be shorter when a lizard is predated by a shrike. The difference in seed germination time between seeds passed through lizard and shrike is thus more likely to be attributable to a different treatment in the guts, possibly due to differential enzymatic actions of lizards vs. shrikes.

Seed passage through the disperser gut has been shown to have different results depending on the species. In some plants, seed ingestion by reptiles promotes an increase in germination (Rick and Bowman, 1961; Cobo and Andreu, 1988; Valido and Nogales, 1994), while in other species no effect was detected (Whitaker, 1987; Traveset, 1990;

Valido and Nogales, 1994). No significant differences were found between *Lycium* seeds consumed by *Gallotia galloti* and seeds collected from the plants ($n = 70$ seeds/treatment) in Tenerife island (Valido and Nogales, 1994). The present study suggests that for a complete approach to the seed dispersal system associated with this single fleshy-fruited plant species on this restricted oceanic habitat, we should measure not only frugivory by direct dispersers but also indirect dispersal by birds (including winter migrants). We must also consider the effects of potential secondary seed vectors (i.e. *Lanius*, *Falco* spp.) on the seed shadows and their relative contribution to plant fitness. Further efforts should concentrate on the patterns of plant visitation and the dispersal behaviour (i.e. patterns of seed deposition) of the main vertebrate species present during the plant fruiting season. In view of the complex array of this system and their temporal consistency in the use of an intermediate seed vector, we cannot therefore expect, *a priori*, to observe a weak effect of indirect seed dispersal on *Lycium* reproductive fitness. Despite the fact that we have only studied the phenomenon on Alegranza, it is likely that this process occurs in practically all the lowland Canary Islands due to the high similarities among these habitats.

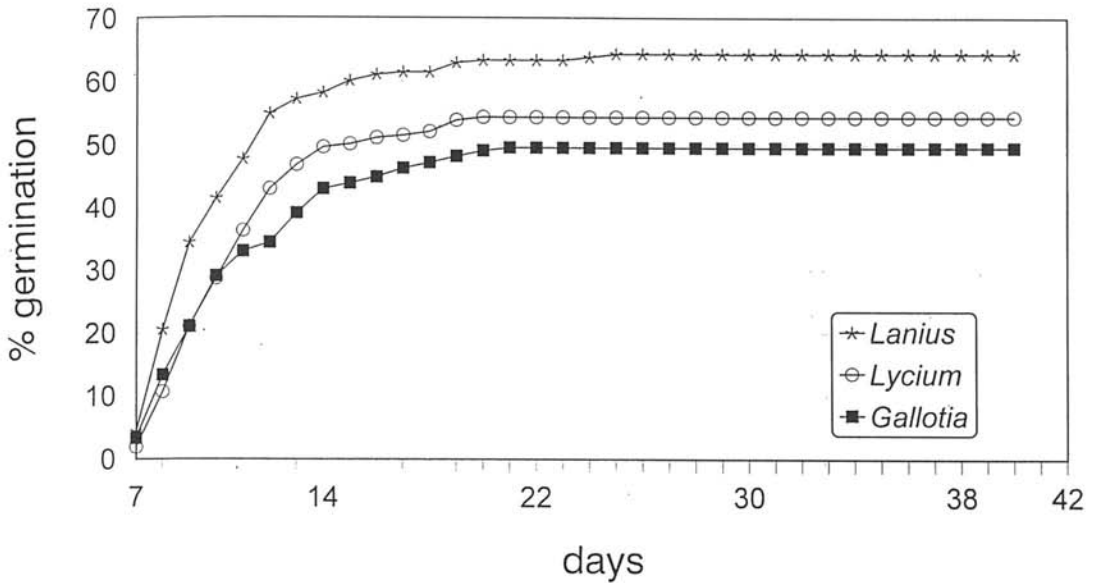


Figure 3. Rates of germination of seeds from *Lycium intricatum* collected from fresh fruits, *Gallotia atlantica* droppings and *Lanius excubitor* pellets in Alegranza ($n = 210$ per treatment). *Figura 3.* Taxes de germinació de llavors de *Lycium intricatum* recol·lectades de fruits frescs, excrements de *Gallotia atlantica* i egagròpiles de *Lanius excubitor* a Alegranza ($n = 210$ per tractament).

	1994	1995	1996	Pooled
<i>Lycium</i> + <i>Gallotia</i>	15	17	39	71
<i>Lycium</i> alone	1	0	1	2
<i>Gallotia</i> alone	38	9	13	60
None	6	5	2	13
Total pellets	60	31	55	146
G	0.69	9.14	2.15	9.93
P	0.40	0.0025	0.14	0.0016

Table 3. Results of G-tests for association of *Lycium intricatum* seeds and *Gallotia atlantica* remains in *Lanius excubitor* pellets analysed. Figures are pellet numbers.

Taula 3. Resultats de les proves G d'associació de llavors de *Lycium intricatum* i restes de *Gallotia atlantica* a les egagròpiles de *Lanius excubitor* analitzades. Les xifres són nombres d'egagròpiles.

Acknowledgements

I would like to thank E. C. Hernández, F. Valdés, J. D. Delgado and F. M. Medina for permitting me to show some unpublished data.

References

- Avery, R. A. 1966. Food and feeding habits of the Common Lizard (*Lacerta vivipara*) in the west of England. *Journal of Zoology*, 149: 115-121.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. and Friedman, J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, 57: 222-228.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. and Friedman, J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology*, 5: 394-402.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. and Friedman, J. 1992. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica*, 13: 209-219.
- Barquin, E. and Wildpret, W. 1975. Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. *Vieraea*, 5: 38-60.
- Barquin, E., Nogales, M. and Wildpret, W. 1986. Intervención de vertebrados en la diseminación de plantas vasculares en Inagua, Gran Canaria. *Vieraea*, 16: 263-272.
- Bramwell, D. A. 1974. Los Bosques de Canarias, su Historia y Desarrollo. *El Museo Canario*, 35: 13-27.
- Bramwell, D. A. and Bramwell, Z. I. 1990. *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. Rueda, Madrid.
- Ceballos, L. and Ortuño, F. 1951. *Vegetación y Flora Forestal de las Canarias Occidentales*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Cobo, M. and Andreu, A. C. 1988. Seed consumption and dispersal by the spur-thighed tortoise *Testudo graeca*. *Oikos*, 51: 267-273.
- Cramp, S. and Perrins, C. M. (eds). 1993. *The birds of the western Palearctic*. Vol. VIII. Oxford University Press, New York.
- Damstra, K. 1986. Editorial (notes by George Hall). *Tree Life*, 71: 5.
- Dean, W. R. J. and Milton, S. J. 1988. Dispersal of seeds by raptors. *African Journal of Ecology*, 26: 173-176.
- Ellison A. M., Denslow, J. S., Loiselle, B. A. and Brenes, D. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74: 1733-1749.
- Feller, G. M. and Drost, C. A. 1991. Ecology of the Island Night Lizard, *Xantusia riversiana*, on Santa Barbara Island, California. *Herpetological Monographs*, 5: 28-78.
- Given, D. R. 1995. Biological diversity and the maintenance of mutualisms. In: Vitousek, P. M., Loope, L. L. and Adersen, H. (eds.), "Islands: biological diversity and ecosystem function". Springer-Verlag, Berlin: 149-162.
- Gorman, M. L. 1979. *Island ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Grant, P. R. 1965. The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution*, 19: 355-367.
- Hall, G. 1987. Seed dispersal by birds of prey. *The Zimbabwe Science News*, 21:1-2.
- Heinrich, B. 1989. *Ravens in Winter*. Summit Books of Simon and Schuster, New York.
- Hernández, A. 1990. Observaciones sobre el papel del lagarto ocelado (*Lacerta lepida* Daudin), el erizo (*Erinaceus algirus* L.) y el tejón (*Meles meles* L.) en la dispersión de semillas. *Doñana Acta Vertebrata*, 17: 235-242.
- Hernández, A. 1995. Depredación sobre anfibios, reptiles y aves por tres especies de alcaudones *Lanius* spp. en el noroeste de la Península Ibérica. *Ecología*, 9: 409-415.
- Herrera, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, 36: 51-58.
- Herrera C. M. and Jordano, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency

- seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs*, 51: 203-218.
- Howe, H. F. and Primack, R. B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica*, 7: 278-283.
- Howe, H. F. and Steven, D. D. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia*, 39: 185-196.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Howe, H. F., Schupp, E. W. and Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66: 781-791.
- Iverson, J. B. 1985. Lizards as seed dispersers? *Journal of Herpetology*, 19: 292-293.
- Izhaki, I. and Safriel, U. N. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, 78: 56-65.
- Katusic-Malmborg, P. and Wilson, M. F. 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *Condor*, 90: 173-186.
- Levey, D. J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. In: Estrada, A. and Flemming, T. H. (eds.), "*Frugivory and seed dispersal*". Junk, Dordrecht: 147-158.
- Lieberman, M. and Lieberman, D. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Tropical Ecology*, 2: 113-126.
- Machado, A. 1985. New data concerning the Hierro giant lizard and the lizard of Salmor (Canary Islands). *Bonner zoologische Beiträge*, 36: 429-470.
- McArthur, R. H., Diamond, J. M. and Karr, J. R. 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53: 330-342.
- Milton, S. J. 1992. Plants eaten and dispersed by adult leopard tortoises *Geochelone pardalis* (Reptilia: Chelonii) in the southern Karoo. *South African Journal of Zoology*, 27: 45-49.
- Moermond, G. and Denslow, J. S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. in: Buckley, P. A., Foster, M. S. Morton, E. S., Ridgely, R. S. and Buckley, F. (eds.), "*Neotropical Ornithology*", *Ornithological Monographs*, 36: 865-897.
- Molina, M. 1986a. Notes on the diet of *Gallotia stehlini* (Fam. Lacertidae) as obtained from behaviour observations. *Vieraea*, 16: 23-26.
- Molina, M. 1986b. On the consumption of *Launaea arborescens* flowers by the lizard *Gallotia atlantica* in Lanzarote, Canary Islands. *Vieraea*, 16: 233-236.
- Murray, K. G., 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological monographs*, 58: 271-298.
- Naranjo, J. J., Nogales, M. and Quilis, V. 1991. Sobre la presencia de *Gallotia stehlini* en la isla de Fuerteventura (Canarias) y datos preliminares de su alimentación. *Revista Española de Herpetología*, 6: 45-48.
- Nogales, M., 1992. Problemática conservacionista del cuervo (*Corvus corax*) en Canarias y estado de sus distintas poblaciones. *Ecología*, 6: 215-223.
- Nogales, M. and Hernández, E. C. 1994. Interinsular variations in the spring and summer diet of the Raven *Corvus corax* in the Canary Islands. *Ibis*, 136: 441-447.
- Nogales, M., Medina, F. M. and Valido, A. 1996. Indirect seed dispersal by the feral cats *Felis catus* in island ecosystems (Canary Islands). *Ecography*, 19: 3-6.
- Nogales, M. and Hernández, E. C. 1997. Diet of Common Ravens on El Hierro, Canary Islands. *Journal of Field Ornithology*, 68: 382-391.
- Oelhafen-Gandolla, M., and Ziswiler, V. 1981. Adaptationen und modifikatorische Potenz des Muskelmagens bei einheimis-

- chen Rabenvögeln (Corvidae). *Revue Suisse de Zoology*, 88: 847-853.
- Olsson, V. 1984. [The winter habits of the Great Grey Shrike, *Lanius excubitor*. 3. Hunting methods]. *Var Fagelvärld*, 43: 405-414.
- Olsson, V. 1985. [The winter habits of the Great Grey Shrike, *Lanius excubitor*. 4. Handling of prey]. *Var Fagelvärld*, 44: 269-283.
- Pérez, J. D. and Henríquez, M. N. 1974. Los islotes del norte de Lanzarote. *Agwayro*, 151: 13-25.
- Pérez-Mellado, V. 1982. Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria: Reptilia) del Sistema Central. *Mediterránea Serie Biológica*, 6: 39-64.
- Pijl, L. van der 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, Berlin.
- Rick, C. M. and Bowman, R. I. 1961. Galápagos tomatoes and tortoises. *Evolution*, 15: 407-417.
- Ridley, H. N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve, Ashford, England.
- Rivas-Martínez, S. 1983. Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5: 33-43.
- Sadek, R. A. 1981. The diet of the Madeiran lizard *Lacerta dugesii*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 73: 313-341.
- Sáez, E. and Traveset, A. 1995. Fruit and nectar feeding by *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on Cabrera Archipelago (Balearic Islands). *Herpetologica Review*, 26: 121-123.
- Scharpf, R. F. 1970. Seed viability germination and radicle growth of dwarf mistletoe in California. *USDA Forest Service Research, Paper PSW-59*, California.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15-29.
- Snow, B. and Snow, D. 1988. *Birds and Berries*. T. and A.D. Poyser, Calton.
- Traveset, A. 1990. *Ctenosaura similis* Gray (Iguanidae) as a seed disperser in a Central America deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 123: 402-404.
- Traveset, A. 1995. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- Valakos, E. 1986. The feeding ecology of *Podarcis erhardii* in a main insular ecosystem. *Herpetological Journal*, 1: 118-121.
- Valido, A. and Nogales, M. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos*, 70: 403-411.
- Whitaker, A. H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328.

Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*

Gilles CHEYLAN

Museum d'Histoire Naturelle. 6 rue Espariat. 13100 Aix-en-Provence France.

Cheyland, G. 1999. Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears 6 / Mon. Inst. Est. Bal. 66: 83-104. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

Les populations de rats noirs *Rattus rattus* habitant un gradient étendu d'îles tyrrhéniennes et provençales ne montrent pas de réduction de leur variabilité génétique, lorsqu'on les compare aux localités continentales d'où elles sont probablement issues. Le maintien de cette variabilité est discuté à la lumière des caractéristiques démographiques des populations étudiées et des pressions sélectives qu'elles subissent. Les populations de taille variant entre 100 et 1000 individus, vivant dans des îles où les pressions sélectives sont faibles, sont les plus polymorphes. Ce polymorphisme est probablement lié à l'introduction occasionnelle d'allèles nouveaux, fixés lors des périodes où la population est numériquement faible, sans toutefois atteindre un seuil et une durée où elle subirait les effets de bottleneck. En revanche, les populations habitant les petites îles éloignées et celles habitant la Corse et la Sardaigne, sont caractérisées par un polymorphisme faible, sans doute lié aux pressions sélectives et aux phénomènes de dérive dans les îlots. La réduction de tous les paramètres de la fécondité, en réponse à une probable réduction de la mortalité dans les petites îles, permet à ces populations d'atteindre des densités très élevées avec des variations d'effectifs atténuées, contribuant à minimiser les risques d'extinction.

Mots-clés: Evolution, Îles méditerranéennes, Paramètres démographiques, Polymorphisme enzymatique, *Rattus rattus*, Taux d'extinction.

Fast evolution of small mediterranean insular populations of *Rattus rattus*

Black rat populations found in small Mediterranean islands, ranging in size from 0,2 to 1250 ha, do not show any decrease in genetic polymorphism, when compared to mainland ones. This unexpected result is discussed in the light of the demographic characteristics of these insular populations, and the expected selective pressures. The most polymorphic populations are those inhabiting islands where predation/competition pressures are weak. These populations range in size from 100 to 1000 individuals. They are thus prone to differentiation following the introduction of new alleles during low density stages. Furthermore, because of their on-going K-strategy, they probably never undergo drastic abundance variations leading to variability loss. On the contrary, Corsican and Sardinian populations, as well as those found in small remote islands, are much less variable than continental ones. It is supposed that very small populations, tentatively assumed to be under 100 individuals, experience genetic drift, as well as high extinction rates, while the Corsican-Sardinian population experience strong selective

pressures, as illustrated by reduced corporal size, precocious sexual maturity and an expanded breeding season. Because of the probable reduced mortality on small islands, the low reproductive rates of these populations induce stable high density populations, further reducing the risk of extinction.

Key words: Demographic parameters, Enzymatic polymorphism, Evolution, Extinction rates, Mediterranean islands, *Rattus rattus*.

Evolució ràpida de poblacions insulars mediterrànies petites de *Rattus rattus*.

Les poblacions de rates negres *Rattus rattus* que habiten un gradient estens d'illes tirrèniques i provençals no mostren reducció de la seva variabilitat genètica quan se les compara amb les localitats continentals d'on segurament provenen. Es discuteix el manteniment d'aquesta variabilitat a la llum de les característiques demogràfiques de les poblacions estudiades i de les pressions selectives que sofreixen. Les poblacions de mida entre 100 i 1000 individus, que viuen a illes on les pressions selectives són dèbils, són les més polimorfes. Aquest polimorfisme probablement està lligat a la introducció ocasional de nous al·lels, fixats en moments en que la població és numèricament feble, sense, però, assolir un llinard i una durada en que sofririen els efectes d'un "coll de botella". Per contra, les poblacions que viuen a les illes petites allunyades i les que viuen a Còrsega i a Sardenya estan caracteritzades per un polimorfisme dèbil, lligats sens dubte a pressions selectives i a fenòmens de deriva als illots. La reducció de tots els paràmetres de la fecunditat, en resposta a una probable reducció de la mortalitat a les illes petites, permet aquestes poblacions assolir densitats molt elevades amb variacions d'efectius atenuades, cosa que contribueix a minimitzar els riscos d'extinció.

Paraules clau: Evolució, Illes mediterrànies, Paràmetres demogràfics, Polimorfisme enzimàtic, *Rattus rattus*, Taxa d'extinció

Introduction

Le maintien à long terme de petites populations isolées suppose un certain nombre de modifications comportementales, démographiques, écologiques, génétiques, voire morphologiques. Ces modifications se manifestent plus ou moins rapidement, en fonction de la taille de la population fondatrice, de la durée de l'isolement et des phénomènes de dérive liés à des périodes de très faibles densités ("bottlenecks"). C'est ainsi que les populations insulaires sont généralement caractérisées par une réduction de la variabilité, aussi bien génétique que phénotypique, par des fortes densités autorisées par une réduction des comportements agonistiques, et par une démographie tendant vers un type "K". Néanmoins, toutes ces adaptations ne sont apparentes qu'après une durée d'isolement d'autant plus longue, que le rythme de

renouvellement des générations est lent. Il est donc rare de pouvoir mesurer la rapidité d'acquisition de ces adaptations, car la durée d'isolement des populations n'est pas connue de façon précise dans la plupart des cas, et la vitesse d'évolution des espèces est trop lente.

Les découvertes récentes de faunes de micromammifères dans l'holocène de la Corse très précisément datées (Vigne, 1992; Vigne et Valladas, 1996), permettent de mesurer cette vitesse d'évolution chez quelques espèces (*Rattus rattus*, *Mus musculus*, *Crocidura suaveolens*) dont le renouvellement des populations est rapide. Par ailleurs, ces espèces ont fait l'objet d'études poussées sur leur biologie et leur polymorphisme au cours des dernières années. Elles constituent donc un matériel de choix pour étudier le rythme et la rapidité d'acquisition des caractères concernés par le "syndrome d'insularité".

Le rat noir *Rattus rattus* constitue un modèle de choix pour étudier ces phénomènes de différenciation. C'est une espèce dont l'apparition dans les îles méditerranéennes est bien datée, dont les capacités d'adaptation à des habitats nouveaux sont remarquables, et dont la démographie est susceptible de nombreux ajustements. Depuis une vingtaine d'années, cette espèce a fait l'objet de nombreux travaux dans les îles méditerranéennes de Corse, Sardaigne et côte provençale. Ces recherches portent sur divers aspects de l'élargissement de sa niche écologique: le régime alimentaire (Cheylan, 1988); la répartition dans différents habitats (Granjon et Cheylan, 1988); la compétition interspécifique avec d'autres Muridés (Granjon et Cheylan, 1988), la compétition intraspécifique (Granjon et Cheylan, 1989), sur certains paramètres démographiques, tels que la fécondité, les densités et les variations d'abondances (Cheylan et Granjon, 1987, Granjon *et al.*, 1992; Granjon et Cheylan, 1993), le comportement agonistique (Granjon et Cheylan, 1990b), la variabilité des isozymes (Cheylan *et al.*, 1998), de certains caractères morphologiques (Granjon et Cheylan, 1990a) et leur évolution récente (Vigne *et al.* 1993).

Ces recherches ont révélé la diversité des adaptations réalisées par cette espèce dans les petites îles et leur importance pour le maintien de populations isolées. Il apparaît ainsi que ces petites populations se caractérisent par des densités très élevées, autorisées par une réduction des comportements agressifs, ce qui favorise le maintien d'un polymorphisme enzymatique élevé. Les conséquences de ces différentes adaptations sur le maintien de la variabilité de populations insulaires de rats noirs sont présentées dans cet article.

Matériel et méthodes

82 îles du littoral provençal, corse et sarde ont été prospectées pour y rechercher la présence éventuelle de rats (Cheylan, 1984a

et b, 1988 et inédit); pour cela, les crottes, terriers et caches de nourriture ont été attentivement recherchées. De plus, 28 îles ont été piégées pour estimer les abondances des rats. Ces résultats ont fourni une répartition de l'espèce dans les îlots en fonction de leur surface et de leur isolement.

En plus de cette prospection, cinq sites principaux ont été étudiés par la méthode des quadrats de piégeage avec marquage des individus (Fig. 1).

1) l'île de Port-Cros (îles d'Hyères, Var), d'une superficie de 640 ha, où les variations d'abondances ont été étudiées sur une ligne de pièges de 1978 à 1995. De plus, un quadrat de 5 ha a été échantillonné en 1984 et 1986 (Cheylan et Granjon, 1985; Granjon et Cheylan, 1993);

2) l'île de Riou, d'une superficie de 90 ha, les îlots du grand Congloué (2 ha) et du Petit Congloué (0,4 ha), situés près de Marseille (Bouches-du-Rhône), ont été échantillonnés de février à avril 97 pour Riou, sur un quadrat de 2,7 ha (Letrado, 1997), en septembre 1984 et septembre 1995 pour le Grand et le Petit Congloué, respectivement.

3) le vallon d'Elbo, dans la Réserve Naturelle de Scandola (commune de Galeria, Haute Corse), où les rats ont été échantillonné sur un quadrat de 3,8 ha et 1984-85 (Granjon et Cheylan, 1988);

4) L'île Lavezzi (66 ha), située près de Bonifacio (Corse du sud) où les rats ont été échantillonnés en juillet 1984 sur un quadrat de 4,4 ha, et l'île Piana (6,4 ha) échantillonnée en totalité en octobre 85 (Cheylan et Granjon, 1987);

5) La Tour du Valat (Camargue), où un quadrat de 3 ha a été échantillonné en octobre 1984 et avril 1985 (Granjon et Cheylan, inéd.).

Dans tous ces sites, les animaux ont été capturés avec des pièges grillagés permettant la capture d'animaux vivants. Les pièges sont disposés à des jalons espacés de 20 m. Ils sont visités vers le milieu de la nuit (21-24 h) et tôt le matin, afin que les individus capturés souffrent le moins possible de la capture. Il sont

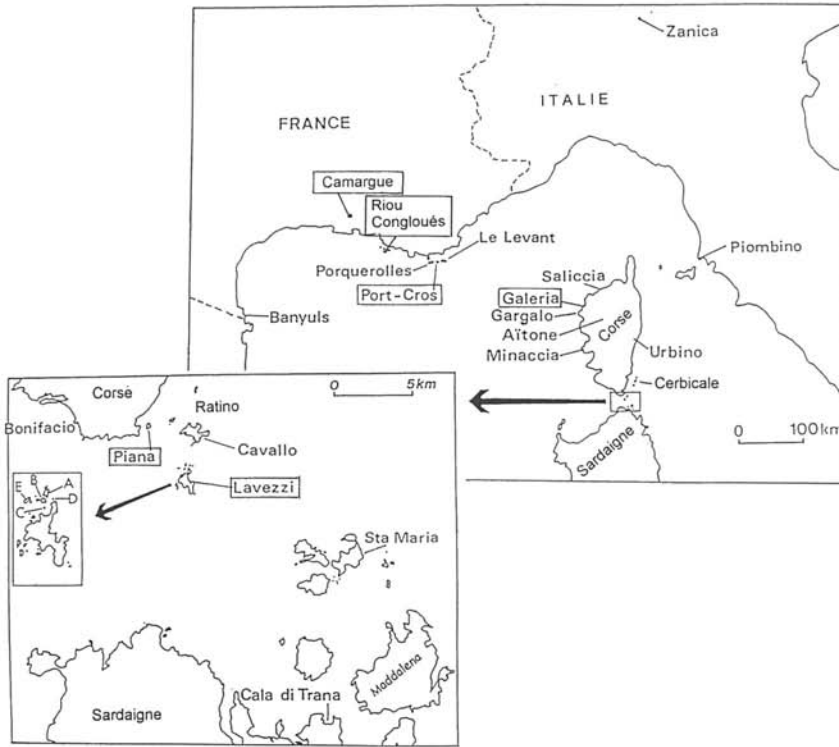


Fig. 1. Principales localités étudiées. Les localités encadrées ont fait l'objet de quadrats de pièges pour étudier les densités.

Figure 1. Main locations studied. Boxed names indicate places more thoroughly studied by means of standart trapping.

mesurés et identifiés avec des marques métalliques numérotées fixées à l'oreille, ou par injection sous-cutanée d'une micro-puce permettant une identification à une distance de 10 - 20 cm avec un lecteur Trovan. Les animaux sont ensuite relâchés. Les captures sont poursuivies jusqu'à ce que plus de 50 % des animaux soient marqués (en général 60-70 %), ce qui nécessite 5-10 jours de piégeages selon les densités. Après quelques jours d'arrêt, les animaux sont recapturés, et les densités estimées selon 2 indices: Lincoln et Hayne (Cheylan et Granjon, 1985; Letrado 1997).

Le polymorphisme enzymatique a été étudié par électrophorèse des protéines codant 26 loci (Cheylan *et al.*, 1998). 242 individus provenant de 15 localités insulaires, plus 3 localités continentales, ont été étudiés (Fig. 1). Ces échantillons proviennent des îles d'Hyères (Var): Port-Cros, Porquerolles et le Levant, des îles Lavezzi (Corse du sud): Lavezzi et ses îlots, Piàna et Cavallo, l'île sarde de Santa Maria (archipel de la Maddalena), de l'île de Gargalo (Réserve Naturelle de Scandola, Haute-Corse), ainsi que de 6 localités corses (Saliccia, Galeria, Aitone, Minaccia, Bonifacio et Urbino) et une

localité de la côte sarde (Cala di Trana, près de Palau). Ces populations insulaires ont été comparées avec 3 populations continentales: Banyuls (Pyrénées-orientales, France), Zanica (Lombardie) et Piombino (Toscane) en Italie.

Une électrophorèse sur gel d'amidon a été réalisée sur 21 protéines codant 26 loci selon la méthodologie décrite par Pasteur *et al.*, 1987. Les organes utilisés étaient le sang, les reins et le foie.

Résultats

1) Répartition géographique

Dans les 82 îles du littoral provençal, corse et sarde prospectées, le rat apparaît déjà sur certains îlots mesurant 0,1 ha (Tab. 1); il est néanmoins absent dans 32 % des îlots mesurant entre 0,1 et 0,9 ha (N=22), et dans 22 % des îlots mesurant entre 1 et 12 ha (N=37). En revanche, il est présent dans 100 % des îles de surface >13 ha (N=23). Son absence dans certains petits îlots (0,9 ha) peut s'expliquer par la topographie ne permettant pas la présence de végétaux pouvant servir de base de nourriture aux rats (îlots trop plats où les embruns ne permettent pas la croissance de végétaux non-halophiles). En revanche, tous les îlots visités de surface >1 ha possèdent une couverture végétale permettant à une population de rats de s'installer.

Si l'on compare l'éloignement de ces îlots à une source potentielle d'immigration, on constate que l'isolement est le facteur expliquant le mieux la répartition des rats dans les îlots. En effet, l'isolement moyen des îlots (surfaces 1-12 ha) où il est absent, est de 1481 m ($\sigma = 1219$, extrêmes: 325-3800 m) contre 223 m ($\sigma = 248$, extrêmes: 5-1125 m) là où il est présent ($t=5,35$, 35 ddl, $P<0,001$).

Les rats pourraient donc coloniser de façon plus fréquente les îlots proches que les îlots éloignés. Afin de tester cette hypothèse, nous avons éradiqué les populations de certains îlots et contrôlé par la suite leur vitesse de recolonisation (Tab. 2). Les îles ont été piégées de façon intensive jusqu'à l'arrêt des

captures, puis empoisonnés avec plusieurs kg de Coumafène répartis sur toute la surface de l'îlot. Les îlots ont été contrôlés 3 à 15 mois plus tard pour vérifier leur recolonisation éventuelle.

Les différences observées confirment l'importance de l'isolement dans les processus de recolonisation. Dans les îlots situés à <100 m d'une source potentielle d'immigration, des rats sont à nouveau présents moins de 15 mois après leur éradication, sauf à l'île Longue, située à la pointe d'un cap rendant la traversée difficile à la nage, à cause des courants. En revanche, les îlots situés à >100 m d'une source d'immigration ne sont généralement pas recolonisés 5 mois plus tard, ce qui confirme l'effet de distance sur les processus de dispersion.

Comme la probabilité de colonisation décroît avec la distance mais croît avec le temps, il est probable qu'une durée d'observation supérieure à 15 mois montrerait la recolonisation de certains îlots situés à >100 m d'une source de d'immigration. Néanmoins, dans certains cas, un isolement de 400 m seulement est suffisant pour interdire toute recolonisation durant de nombreuses années. A la Gabinière, située à 400 m au sud de Port-Cros (Var), où des rats sont signalés en 1937 par R. Hainard (1962), la population a été éradiquée en 1971 par J. Besson, et n'a toujours pas été recolonisée en 1995 (*obs. pers.*).

En revanche, sur l'île du Toro (archipel des Cerbicales, commune de Porto Vecchio, Corse du sud), où les rats étaient absents depuis 1971 au moins (Lanza, 1972), ceux-ci sont apparus entre la fin 1986 et 1988 (Thibault, *com. pers.*), et étaient très abondants en juillet 1990 (Granjon *et al.*, 1992), bien que la plus proche source de colonisation (île Forana) soit distante de 3800 m.

Les immigrants se recrutent essentiellement parmi les mâles subadultes. En octobre, les 8 individus capturés sur Lavezzi C et D pesaient entre 160 et 180 g et comptaient 7 mâles et 1 femelle. En revanche, les individus capturés au même moment sur les îlots A et B, non éradiqués, pesaient entre 80 et 240 g et

1.1: Îles de Provence

<i>îles</i>	<i>surface (ha)</i>	<i>isolement (m)</i>	<i>altitude (m)</i>	<i>R. rattus</i>
Porquerolles	1250	2300	142	+
Le Levant	1010	9150	140	+
Port-Cros	640	1000 LV 8200 C	196	+
Ste Marguerite	210	1300	28	+
Le Frioul	203	1800	71	+
Riou	90	3000	191	+
Les Embiez	90	100	57	+
Bagaud	45	450 PC	59	+
St Honorat	36	750 SM	6	+
Maïre	28	50	141	+
Jarre	18	800 C 900 PL	57	+
Plane	15	700 RI	22	+
Grand Ribaud	15	600	45	+
Verte	15	600	49	+
Bendor	8	150	17	+
Gd Rouveau	6,5	620 EM	31	+
Tradelière	3,2	150	3	+
Gabinière	3	400	62	+†
Jarron	3	5	33	+
Pt Langoustier	2,5	100	12	+
Gros Sarranié	2,3	100	26	+
Tiboulen Maïre	2,2	125	47	+
Les Vieilles	2,2	100	11	+
Gd Congloué	2	175	50	+
Longue	2	75	27	+
Lion de terre	1,5	25	15	+
D'Or	1,2	175	13	+
Rousset	1,2	10	16	+
Tiboulen Frioul	1,1	325	30	0
Petit Rouveau	1	50	11	+
St Féréol	1	250	3	+
Lion de mer	1	550	15	+
Rousse	1	150	18	+
Pt Ribaud	0,8	175	15	+
Pt Sarranié	0,8	400 GS	25	+
Endoume nord	0,7	200	7	0
Léoube	0,6	100	13	+
Redonne	0,6	125	11	+
Ratonnière	0,5	150 LO 375 C	15	+
Pt Congloué	0,5	270 RI	30	+
Rascas	0,5	150	15	+
Croisette	0,5	250	7	+
Estagnol sud	0,3	25	8	+
Estagnol nord	0,3	25	8	+
Deux Frères*	0,3	520	37	0
Fourmigues**	0,2	1500	10	0
Impériaux***	0,2	350 RI	15	0

Table 1. Répartition de *Rattus rattus* dans les îles de Provence. Les prospections ont été réalisées entre 1978 et 1986. + = rat présent; 0 = rat absent. † = population éradiquée en 1971. Abreviations: C: Continent; LV: Levant; PC: Port-Cros; SM: Ste Marguerite; PL: Plane; RI: Riou; EM: Embiez; GS: Gros Sarranié; LO: Longue. *près du Cap Sicié; ** Presqu'île de l'Escampobariou; *** près de Riou.

Table 1. Insular distribution of Rattus rattus in Provence (1978-1986). + = Rat present; 0 = Rat absent; † = population eradicated in 1971.

Taula 1. Suite. Répartition de *Rattus rattus* dans les îles de Corse et de l'archipel de la Maddalena (Sardaigne). Prospections réalisées entre 1982 et 1986. Abreviations: C: Corse; CV: Cavallo; PCB: Piana di Cerbicale; MM: Maestro Maria; PC: Piana di Cavallo; FR: Forana; B: ilot B de Lavezzi; LV: Lavezzi; PT: Pietricaggiosa; RT: Ratino; MD: Maddalena; RZ: Razzoli; SM: Santa Maria; SP: Spargi; CR: Corcelli. * Le rat est apparu sur Toro entre la fin de l'année 1986 et 1988 (J.C. Thibault, *com. pers.*).

*Table 1 (Continued). Distribution of Rattus rattus in the satellite islands off Corsica and in the Maddalena Archipelago (North Eastern Sardinia) (1982-86). * This island was colonised by rats between 1986 and 1988 (Thibault com. pers.).*

1.2: Corse

îles	surface (ha)	isolement (m)	altitude (m)	R. rattus
Cavallo	115	2350 C	32	+
Lavezzi	66	1250 CV	40	+
Mezzumare	37,2	1550 C	80	+
Gargalo	23	50	129	+
Piana Cerbicale	18,5	1620	37	+
Forana	15,4	820 PCB	34	+
Giraglia	9,4	1500	58	0
Piana Cavallo	6,4	300	9	+
Pietricaggiosa	4,6	1850 C 500 MM	10	+
Maestro Maria	2,8	200 PCB	7	+
Ratino	2,9	670 CV 1125 PC	15	+
Toro Grande	2,6	3800 FR	34	0*
Spano	1,8	50	15	+
Porraccia Sud	1,7	1950	19	0
Lavezzi A	1,7	15 B	18	+
Lavezzi B	1,5	75 LV	29	+
Lavezzi E	1,3	215 B	16	+
Sperdutti	1,3	2500 CV	12	0
Finocchiarola	1	200	29	+
Bruzzi	1	200	9	+
Mezzo	0,8	250	13	+
Porraccia Nord	0,7	20	6	0
Vacca	0,5	1000 PT	24	0
Lavezzi C	0,4	90 LV	10	+
Porri (Scandola)	0,3	150	31	0
Palazzu	0,3	100	30	+
Lavezzi D	0,2	35 LV	5	+
ilot Sud Ratino	0,13	200 RT	5	+

1.3: Archipel de la Maddalena (Sardaigne)

îles	surface (ha)	isolement (m)	altitude (m)	R. rattus
Spargi	419	1600 MD	155	+
Santa Maria	186	100 RZ	49	+
Razzoli	167	100 SM	65	+
Corcelli	12	1125 SM	31	+
Spargiotto	11	675 SP	48	0
Barettini	10	700 CR	40	0
Piana di Corcelli	5	125 CR	14	+

Isolement (m)	îlots	dates éradication	N rats capturés	dates contrôles	résultats contrôles
175	Gd Congloué	12/2 au 17/3/95	48	7/95 pas de rats	25/1/97: recolonisé
400	Gabinière	29/3 et 8/11/71	?	4/7/72, 28/5/77, 3/7/83, 27/5/95	Non Recolonisé
375 (150)	Ratonnière	7/5 au 26/6/84	5	16 au 18/2/85	Non Recolonisé
100	Pt Langoustier	13 au 20/11/83	25	16 au 18/2/85	2 rats
75	Longue	11 au 26/6/84	10	16 au 18/2/85	Non Recolonisé
215	Lavezzi E	3 au 6/7/84	2	1 au 4/10/84	1 rat*
90	Lavezzi C	3 au 6/7/84	5	1 au 4/10/84	2 rats
35	Lavezzi D	3 au 6/7/84	5	1 au 4/10/84	6 rats

Table 2. Résultats des expériences d'éradications des populations de *Rattus rattus* dans les îlots de Provence et de Corse. Le Grand Congloué appartient à l'archipel de Riou, près de Marseille; les 4 îles suivantes appartiennent aux îles d'Hyères (Var); les 3 dernières aux îles Lavezzi (Corse du sud). La Gabinière a été éradiquée par J. Besson. Les contrôles du Grand Congloué ont été effectués par P. Vidal. * D'après sa taille, ce rat n'était pas un immigrant et avait échappé aux piègeages de juillet.

*Table 2. Island recolonisation processes after eradication of rat populations. Grand Congloué belongs to the Riou Archipelago off Marseilles. Gabinière, Ratonnière, Petit Langoustier and Longue belong to the Hyères Archipelago off the coast of Provence. The Lavezzi islets lay in the Bonifacio Straits, between Corsica and Sardinia. The eradication of the rat population of the Gabinière was performed by J. Besson. The Grand Congloué surveys were performed by P. Vidal. * Because of its large size, this rat was probably not an immigrant and probably escaped eradication.*

comptaient 17 mâles et 17 femelles (Cheylan et Granjon, 1987). Outre l'effet d'isolement, la probabilité de colonisation des îlots est donc fortement diminuée par le sex-ratio très déséquilibré en faveur des mâles. Enfin, compte tenu de la reproduction concentrée en mars-août dans les îlots, cette immigration est sans doute saisonnière, se plaçant essentiellement en automne et en hiver, au moment où les conditions météorologiques sont les plus défavorables pour immigrer, car la mer est souvent agitée et la navigation de plaisance est peu fréquente.

2) Variabilité génétique

Sur les 26 loci analysés, 11 sont polymorphes dans au moins une population: *Ada*, *Amy*, *Est-2*, *Gda*, *Got-2*, *Hbb*, *Ldh-2*, *Mdh-2*, *Mpi*, *Np*, *Pgd*. Les paramètres de la variabilité génétique sont présentés dans le tableau 3.

Tous les échantillons sont en équilibre de Hardy-Weinberg. La variabilité varie de $H = 0,0$ dans l'échantillon monomorphe de Zanica, à $H = 0,049$ dans l'échantillon de l'île du Levant. Bien que ces niveaux de variabilité soient faibles, des différences apparaissent selon les localités: dans les 2 grandes îles (Corse et Sardaigne), la variabilité est plus faible que dans les petites îles de surface <1250 ha ($H = 0,019$ vs $0,028$).

La relation entre la surface de l'île et la variabilité a été recherchée dans les îles de surface <1250 ha. Une corrélation significative a été observée entre la surface de l'île et l'hétérozygotie moyenne (test de Pearson, $r = 0,717$, $P = 0,013$ pour 11 îles). Les valeurs les plus faibles sont observées dans les îles les plus petites (îlots de Lavezzi, surface 2 ha), tandis que celles >100 ha (Cavallo, Sta Maria, Port-Cros, Porquerolles, le Levant) ont des populations dont la variabilité est élevée. Une exception a été notée avec l'île Lavezzi (66 ha, 9500 m), suggérant un effet de la distance d'isolation, car le niveau de variabilité de cette île est plus proche de celui de ses îlots, que de celui d'îles de taille comparable.

Nous avons comparé les îles en les rassemblant en 3 groupes, selon leur surface et leur isolation: 1) les grandes îles (Corse +

Sardaigne); 2) les petites îles proches (Piana: 6,4 ha, 300m; Gargalo: 23 ha, 50 m) ou étendues (Cavallo: 115 ha; Sta Maria: 186 ha; Port-Cros: 640 ha; Le Levant: 1010 ha; Porquerolles: 1250 ha); 3) les petites îles éloignées (Lavezzi et ses îlots satellites). Les niveaux d'hétérozygotie ont été comparés entre ces 3 groupes d'îles et les localités méditerranéennes continentales, en utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman.

Les résultats montrent que les îles proches ou étendues ont un niveau de variabilité supérieur à celui de la Corse et de la Sardaigne, et de l'île Lavezzi et ses îlots satellites ($R = 0,7769$, $P < 0,005$ et $R = 0,8367$, $P < 0,005$ respectivement). Toutes les autres comparaisons, y compris îles-continent, ne sont pas significatives ($-0,1559 < R < 0,6211$, $P > 0,15$).

Bien que les niveaux de variabilité observés soient faibles, l'étude des populations insulaires ne montre pas de réduction de la variabilité, par rapport aux populations continentales de référence. Seules les îles très petites, et(ou) géographiquement isolées, montrent une réduction de la variabilité, sans doute due aux effets de fondation et de dérive. Les populations des autres îles ont des valeurs élevées, les niveaux de variabilité étant supérieurs dans les petites îles (6 à 1250 ha), que dans les grandes (Corse et Sardaigne).

Ces résultats sont en contradiction avec les prédictions d'une réduction de la variabilité dans les îles et d'une augmentation de la différenciation inter-îles, prédictions observées chez de nombreuses espèces vertébrées (Frankham, 1997). D'autres processus sont donc vraisemblablement en oeuvre pour expliquer les différences observées ici, tels que les modes de colonisation, la structure et la dynamique des populations.

3) Origine des populations étudiées.

L'isolation des îles tyrrhéniennes suggère que leur colonisation par les rats s'est faite à partir d'introductions involontaires par

3.1: Îles Tyrrhénienes

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Corse (moyenne)	14,3±5,13	1,10±0,00	7,7±0,00	0,019±0,009
Saliccia Galeria	13	1,1±0,1	7,7	0,030±0,021
Aitone Minaccia Urbino	10	1,1±0,1	7,7	0,018±0,012
Bonifacio	20	1,1±0,1	7,7	0,013±0,011
Sardaigne				
Cala di Trana	8	1,0	3,8	0,015±0,015
\bar{X} grandes îles	12,8±5,25	1,08±0,05	7,1±9,5	0,019±0,008

3.2: Petites îles

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Corse				
Sardaigne				
Gargalo	9	1,1±0,1	11,5	0,033±0,019
Lavezzi	15	1,1±0,1	3,8	0,009±0,09
Lavezzi A	13	1,1±0,1	7,7	0,021±0,014
Lavezzi B	15	1,1±0,1	11,5	0,017±0,010
Lavezzi CDE	9	1,1±0,1	7,7	0,018±0,015
Lavezzi moyenne	13,0±2,83	1,1±0,0	7,7±3,14	0,016±0,005
Piana	25	1,2±0,1	11,5	0,026±0,016
Cavallo	13	1,2±0,1	15,4	0,032±0,016
Sta Maria	9	1,1±0,1	11,5	0,035±0,022
Provence				
Port-Cros	11	1,1±0,1	7,7	0,039±0,027
Le Levant	3	1,1±0,1	11,5	0,049±0,028
Porquerolles	17	1,1±0,1	11,5	0,034±0,019
\bar{X} petites îles (Lavezzi exclue)	12,4±7,00	1,14±0,05	11,6±2,22	0,033±0,007

3.3: Continent

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Piombino	27	1,2±0,1	15,4	0,035±0,021
Zanica	10	1,0±0,0	0	0,000±0,000
Banyuls	15	1,1±0,1	7,7	0,027±0,019
\bar{X} continent	21±8,49	1,16±0,071	12,7±5,44	0,032±0,006

3.4: Moyennes

localité	N	A	P	H
Moyenne îles	12,7±5,35	1,12±0,046	9,3±3,18	0,024±0,011
\bar{X} continent	17,3±8,74	1,13±0,100	10,2±7,70	0,026±0,018
\bar{X} générale	13,4±5,98	1,12±0,054	9,5±3,96	0,025±0,012

Table 3. Variabilité génétique à 26 loci de 16 populations méditerranéennes de *Rattus rattus*. N=taille de l'échantillon; A= nombre moyen d'allèles par locus; H= Hétérozygotie moyenne (Nei, 1978).

Table 3. Genetic variability at 26 loci in 16 Mediterranean populations of *Rattus rattus*. N = Sample size; A = Mean number of alleles per locus; H = Mean Heterozygosity (Nei, 1978).

l'homme. Les premières traces d'occupation humaine de ces îles datent du 9^{ème} millénaire BP en Corse, et probablement plus tôt en Sardaigne (Vigne, 1992). Par la suite, la Corse a été colonisée par les Phoeniciens, les Carthaginois et les Romains entre 800 et 238 BC. Enfin, l'île a été intégrée à la république de Gênes au 15^{ème} siècle, puis achetée par la France en 1758.

Les premières preuves de présence du rat en Corse datent de 393-151 BC (grotte du Monte di Tuda, près d'Oletta, Haute-Corse) (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994), mais les échanges maritimes fréquents au cours de l'âge du fer autorisent une introduction plus ancienne. En Sardaigne, l'espèce a été mentionnée dans des niveaux datés de 3500 BC dans la grotte de Su Guanu, près d'Oliena, par Sanges et Alcover (1980), mais la validité de cette datation demande à être confirmée (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994).

La colonisation des îlots satellites de la Corse et de la Sardaigne s'est sans doute effectuée de façon rapide après la colonisation des îles principales. En effet, des traces d'occupation néolithique sont connues à Lavezzi (Agostini, 1978), où la présence du rat est documentée entre le 14^{ème} et le 17^{ème} siècle de notre ère (Vigne *et al.*, 1993). Différentes origines sont possibles pour la

population de Lavezzi, compte tenu de la présence d'allèles communs à la Corse (Got 2^{wo}) et à l'île de la Maddalena en Sardaigne (Np¹⁷). Les origines multiples des populations des îlots ont probablement considérablement réduit l'effet de fondation et ont contribué à un niveau de variabilité initial élevé de la population des îles tyrrhéniennes.

4) Fécondité.

Les populations insulaires anciennes sont généralement caractérisées par une démographie de type K, qui réduit les risques d'extinction en ralentissant le rythme de renouvellement des générations. Chez des espèces comme le rat noir, le taux de fécondité élevé favorise une colonisation rapide à partir d'un faible effectif de fondateurs, mais l'on peut attendre, chez les populations anciennement installées, à un glissement vers une stratégie de type K, caractérisée par un accroissement des taux de survie, et en corollaire, une réduction de la fécondité.

Les données recueillies sur les recaptures d'animaux marqués ne sont pas suffisamment nombreuses pour comparer la longévité des individus continentaux et insulaires. En revanche, les taux de fécondité indiquent clairement une réduction des valeurs de ce paramètre dans les îles.

L'autopsie de 110 femelles adultes (gestantes ou présence de cicatrices utérines) provenant des îles de Provence, Corse et îles satellites de la Corse a donné le nombre suivant d'embryons par femelle: Corse $x = 5,38$ $\sigma=1,89$ $N = 13$; îles Lavezzi $x = 6,20$ $\sigma=2,59$ $N = 5$; îles Cerbicale $x = 5,0$ $\sigma=2,2$ $N=8$; îles de Provence $x = 6,86$ $\sigma=1,77$ $N = 7$. Ces résultats sont cohérents avec les données publiées à Minorque par Alcover (1983: 652): $x = 5,1$ et à Chypre par Watson (1950): $x = 6,1$ et montrent une réduction de la fécondité dans les îles méditerranéennes, lorsqu'on les compare avec 1 localité d'Espagne continentale (Zamorano, 1985) et 4 localités d'Amérique du nord (Davis, 1953) situées sous des climats méditerranéens ou sub-tropicaux: Malaga (Espagne): $x = 6,7$; Thomasville (Georgie) $x = 5,8$; Tampa (Floride) $x = 6,4$; San Antonio (Texas) $x = 7,2$; San Francisco (Californie) $x = 7,4$ (Mann-Whitney U test = 7, $P < 0,05$). Nous ne possédons que 3 données sur la fécondité des femelles de Provence continentale, non intégrées dans le test ci-dessus: $x = 8,7$ $\sigma = 2,08$.

Le nombre de cicatrices utérines laissées par l'implantation des embryons nous donne pour chaque population une estimation du nombre de gestations portées par chaque femelle: Provence continentale: $x = 15,82$, $\sigma=10,79$, $N = 11$; Toscane: $x = 16,7$, $\sigma=7,10$, $N = 11$; Corse: $x = 8,67$, $\sigma=4,76$, $N = 21$; îles corses $x = 9,06$, $\sigma=4,38$, $N = 54$; îles Provence: $x = 10,51$, $\sigma=5,83$, $N = 35$. Le nombre de cicatrices ne diffère pas statistiquement lorsque l'on compare la Corse et les petites îles. En revanche, la différence est significative lorsque l'on compare la Provence continentale et les îles ($t = 2,62$ $P < 0,01$ pour la Corse; $t = 3,47$ $P < 0,01$ pour les petites îles de Corse), ainsi que lorsque l'on compare les îles provençales et le continent ($t = 2,12$ $P < 0,05$), le nombre moyen de cicatrices étant plus élevé sur le continent que sur les îles.

Compte tenu du nombre moyen d'embryons par femelle, les populations insulaires ont donc en moyenne 1,5 portées dans leur vie, contre 2,2 dans les populations con-

tinentalles (pour 7,1 embryons par portée: moyenne des 5 localités continentales citées précédemment). Les populations insulaires sont donc caractérisées par une réduction du nombre moyen de jeunes par portée ($x = 6,1$ vs 7,1 pour les populations continentales) et par une réduction du nombre moyen de reproductions durant la vie de la femelle ($x = 1,5$ vs 2,2 pour les populations continentales).

En effet, on constate un retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles insulaires, ce qui pourrait expliquer le nombre réduit de reproductions au cours de leur vie.

La taille moyenne à partir de laquelle 50 % des femelles sont sexuellement matures (présence d'embryons et/ou de cicatrices utérines) donne une indication sur l'âge de la maturité sexuelle, en supposant que la vitesse de croissance est comparable dans les différentes populations. Sur le continent, la maturité sexuelle est atteinte par 50 % des femelles à une taille moyenne (longueur T+C) de 161 mm en Provence; T+C: 158 mm, poids moyen 144 g en Toscane ($N = 14$), alors que dans la Province de Malaga (Espagne), les plus jeunes femelles avec cicatrices utérines mesurent 165 mm et pèsent 129 g (Zamorano, 1985). La maturité sexuelle est atteinte à une taille plus élevée dans les petites îles que sur le continent: T+C 168 mm, poids 153 g dans les îles corses ($N = 114$) et T+C: 175 mm, poids: 171 g dans les îles provençales ($N = 100$), suggérant un retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles. En revanche, la population corse semble acquérir la maturité sexuelle plus tôt que sur le continent: T+C: 151 mm, poids: 107 g ($N = 70$). La réduction du nombre de reproductions dans la vie des femelles insulaires pourrait donc s'expliquer par une réduction de leur durée de vie féconde.

Par ailleurs, alors qu'en Corse, des juvéniles âgés de 1 mois sont observés toute l'année, comme à Chypre (Watson, 1950), la reproduction est concentrée de mars à août dans les îlots, avec un maximum de mai à août (Tab. 4). Nous ne possédons pas de

mois	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
N	-	11	77	51	21	45	140	20	73	62	35	36
N Juv	-	0	1	4	3	8	29	3	0	0	0	0
N	67	7	54	30	-	41	19	4	-	26	16	-
N Juv	17	0	3	3	-	4	2	1	-	6	1	-

Table 4. Nombre de rats juvéniles âgés de 1 mois capturés dans les îlots de Corse et de Provence (lignes du haut) et en Corse (lignes du bas) selon le mois de l'année.

Table 4. Number of juvenile rats less than 1 month old trapped in the islands off the Provence and Corsican coasts (upper 2 rows) and in Corsica (lower 2 rows).

données sur la saison de reproduction en Provence continentale. A Malaga, dans le sud de l'Espagne, Zamorano (1985) a noté des femelles gravides de février à octobre, avec une interruption totale de la reproduction de novembre à janvier (N = 165 femelles autopsiées).

En conclusion, on assiste à une réduction de tous les paramètres de la fécondité dans les petites îles: retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles, contraction de la saison de reproduction, réduction du nombre de jeunes par portée et du nombre de portées dans la vie de la femelle; en revanche, les populations de Corse ne semblent pas présenter de réduction des paramètres de la fécondité comparable aux îles de surface <1250 ha, puisqu'elles sont matures plus tôt que sur le continent et se reproduisent toute l'année, contrairement à ces dernières (Tab. 5).

5) Densités et variations d'abondance

Sur les 3 quadrats échantillonnés durant plusieurs sessions: Elbo (près de Galeria, Haute-Corse) en 1984-85, Port-Cros (Var) en 1984 et 1986, et Riou (Bouches-du-Rhône) en 1997, les densités ont culminé en hiver/début du printemps (janvier à avril) et sont tombées à leur niveau le plus bas en été. A leur acmé,

ces populations ont atteint des densités de 13,5 individus/ha à Elbo (Granjon et Cheylan, 1988), 9,5 ind./ha à Port-Cros (Cheylan et Granjon, 1985) et 87 ind./ha à Riou (Letrado, 1997), alors que dans la localité de référence continentale (Tour du Valat, Camargue), les densités n'ont pas dépassé 1 ind./ha au cours de l'étude (données non publiées). Les densités des populations insulaires sont donc clairement plus élevées que sur le continent, en accord avec le phénomène de compensation de densité lié à l'appauvrissement de la communauté de Rongeurs des îles méditerranéennes (Cheylan, 1984b, Granjon et Cheylan, 1988).

Des variations d'abondance très élevées ont été notées à Port-Cros, où les densités ont varié de 22 à 0 individu/100 nuits-pièges au cours de 17 années d'étude (Fig. 2). De même, d'importantes variations sont enregistrées sur l'île Lavezzi par J.C. Thibault (*com. pers.*) depuis 1978, et sur les îles Plane (18 ha) et Pomègues (100 ha), où les rats étaient très rares en 1983 (Cheylan, 1984a), mais étaient très abondants en 1993-1997 (données non publiées). En revanche à Bagaud (45 ha, située à 450 m de Port-Cros), les abondances n'ont varié que d'un facteur 3,7 au cours de 13 années d'étude, restant toujours à un niveau élevé (Tab. 6). De même, à

	embryons	cicatrices utérines	Long. TC (mm) maturité sexuelle femelles	période reprod. (femelles gestantes)
Malaga	6,7 N=27	-	165	février-octobre
Provence	8,7 N=3	15,8	161	?
Toscane	?	16,7	158	?
Chypre	6,1 N=74	?	?	toute l'année
Minorque	5,1 N=8	?	?	?
Corse	5,4 N=13	8,7	151	toute l'année
îles Corse	5,1 N=13	9,1	168	février-juillet
îles Provence	6,9 N=7	10,5	175	février-juillet

Table 5. Paramètres de la fécondité de diverses populations méditerranéennes de *Rattus rattus*. Les données concernant la population de Malaga sont extraites de Zamorano (1985); celles concernant la population de Chypre de Watson (1950); celles de Minorque d'Alcover (1983).
Table 5. Fecundity parameters of several Mediterranean populations of Rattus rattus. Data for Malaga are from Zamorano (1985), those for Cyprus are from Watson (1950), and those from Menorca are from Alcover (1983).

Riou et sur les Congloués, les densités sont restées stables à un niveau très élevé entre 1983 et 1997.

D'importantes différences se manifestent donc selon les îles: dans certaines, pourtant étendues (Jarre: 18 ha, Maïre: 28 ha), les rats sont rares depuis 14 ans, alors que dans d'autres îles (Bagaud: 45 ha, Riou: 90 ha, Grand Congloué: 2 ha), les rats sont abondants durant le même laps de temps. Enfin, sur certaines îles, les abondances de rats ont fortement varié, l'espèce étant beaucoup plus rare actuellement sur Port-Cros et Lavezzi qu'il y a 13 ans, alors que l'inverse est vrai sur Plane et le Pomègues. Ces variations sont sans doute liées aux caractéristiques physiques, notamment la richesse floristique, de chaque île, voire aux modifications introduites par l'augmentation spectaculaire des colonies de goélands leucophée *Larus cachinans* dans les îles de Marseille.

Dans les îlots échantillonnés, dont les surfaces varient de 0,2 à 2,5 ha, les populations totales varient entre 5 et 130 individus entre juin et novembre (Tab. 7). Toutefois, les

îlots de surface <0,9 ha n'hébergent que des populations de 3 à 5 individus, alors que tous les îlots dont la superficie est comprise entre 1 et 2,5 ha accueillent des populations de 25 à 130 individus sauf un: l'île Longue, 10 individus. Néanmoins, il est probable que la plupart de ces populations ne peuvent subsister très longtemps, et sont soumises à des extinctions périodiques, compte tenu des variations saisonnières et annuelles. Un taux d'extinction élevé de ces populations est d'ailleurs suggéré par l'absence du rat dans 22 % des îlots prospectés dont la surface est <10 ha.

En revanche, toutes de les îles prospectées de superficie >13 ha (N=23) ayant des populations de rats (cf § 1), cette surface est probablement suffisante pour permettre à des populations de se maintenir avec des taux d'extinction proches de 0, ce qui suppose qu'elles survivent à des bottlenecks où la population totale de l'île tombe à 10-20 individus seulement (1 ind./ha), ou que leurs variations d'abondances soient atténuées. Compte tenu des résultats présentés ci-dessus,

Dates	4/86	5/86	3/87	6/87	6/90	5/95	7/98
Abondances	0,17	0,07	0,26	0,22	0,13	0,14	0,21

Table 6. Variations d'abondance de *Rattus rattus* sur un ligne de pièges près de la batterie du sud, île de Bagaud (45 ha), près de Port-Cros, Var. Les abondances sont exprimées en nombre de rat/nuit-piège.

Table 6. Rattus rattus abundance fluctuations in the island of Bagaud (45 ha, near Port-Cros island, Var). Number of rats per trap/night trapped in a line located near the "batterie du sud".

île	surface (ha)	date	N captures	rast/ha	population totale
Lavezzi D	0,22	7/84	5	23	5 E
Lavezzi C	0,37	7/84	5	14	5 E
Lavezzi E	1,25* (0,4)	7/84	3	8	3 E
Lavezzi B	1,47	10/84	19***	37	54 L
Lavezzi A	1,75	10/84	22****	21	36 L
Toro	2,6	7-90	79	≈50	≈130 L
Ratonnière	0,5	6/84	5	10	5 E
Petit Congloué	0,4** (1)	9/95	43	≈50	50 L
Gd Congloué	1,95	9/84	71	54	106 L
Longue	2,0	6/84	10	5	10 E
Petit Langoustier	2,5	11/83	25	10	25 E

Table 7. Taille des populations de *Rattus rattus* dans divers îlots de Corse (6 premières lignes du tableau) et de Provence (5 dernières lignes). L: estimation de la population totale avec l'indice de Lincoln; E: taille de la population connue par éradication (piégeage intensif jusqu'à l'arrêt des captures). * Roche nue sur les 2/3 de l'île; la densité de rats a été calculée en ne prenant en compte que la surface occupée par les animaux, soit 0,4 ha. ** îlot très élevé (30 m d'altitude): la surface réellement utilisée par les rats a été estimée à 1 ha; le calcul de la densité est basé sur la surface estimée. *** Plus 17 rats capturés en juillet. Le calcul de la densité tient compte de ce prélèvement; **** plus 14 rats prélevés en juillet; le calcul de la densité tient compte de ce prélèvement

*Table 7. Rattus rattus population sizes in several Corsican (upper 6 rows) and Provence (lower 5 rows) islands. L = overall size of the population estimated with the Lincoln Index; E = overall size of the population known by eradication. * Bare rocks cover two third of the island. The rat population has been estimated according to the surface used by rats, i e 0,4 ha. Because of its elevation (30 m), the surface used by the rats in this islets was estimated to be 1 ha. Population size was estimated according to this surface. ** Plus 17 rats trapped in July; *** Plus 14 trapped in July.*

les deux cas de figure semblent également acceptables selon les îles.

Discussion

Contrairement aux observations réalisées chez plusieurs espèces de reptiles, de mammifères et d'Arthropodes (Soulé et Yang, 1973; Gorman *et al.*, 1975; Patton *et al.*, 1975; Berry et Petters; 1977, Kilpatrick, 1981; Navajas y Navarro et Britton-Davidian, 1989), les petites populations isolées de rats noirs étudiées ne présentent pas de perte de variabilité, tant génétique que phénétique. Ces observations rejoignent celles de Patton *et al.* (1975), sur les populations récentes des îles Galapagos, bien que ces auteurs aient attribué à l'âge récent (post-colombien) de ces populations, le maintien de leur polymorphisme. Seule la population de l'île Lavezzi, isolée par 9500 m de la côte corse (1250 m de Cavallo), présente une variabilité réduite, alors que toutes les populations habitant des petites îles proches (Piana, Gargalo), ou de taille moyenne (100-1250 ha) sont plus variables que les populations corses, sardes, ou continentales ($H = 0,033$ vs $0,026$ sur le continent et $0,019$ en Corse-Sardaigne).

Les populations tyrrhéniennes ayant des origines a priori communes, celles-ci ne peuvent expliquer ces différences de variabilité, et d'autres mécanismes, mis en jeu après la phase de colonisation, expliquent vraisemblablement ce maintien, voire cet accroissement, de la variabilité. Parmi les paramètres qui influent sur le maintien de la variabilité, nous avons étudié certains caractères de la démographie de l'espèce.

Les populations insulaires se caractérisent par des densités très élevées, généralement supérieures à 20 individus/ha en fin de saison de reproduction (automne), et atteignent localement des densités record de 54, voire 87 ind./ha. Ces densités très élevées, autorisées par une réduction des comportements agonistiques (Granjon et Cheylan, 1990b; Granjon et Cheylan, 1993), qui entraîne un fort chevauchement des domaines

vitaux (Granjon et Cheylan, 1989) permettent à cette espèce de construire des populations de taille élevée dans des îles de surface réduite. Ces résultats sont conformes aux observations réalisées sur plusieurs espèces de Rongeurs insulaires, qui montrent une stabilité à hautes densités de ces populations (Gliwicz, 1980). Néanmoins, certaines populations sont affectées par des variations d'abondance très importantes, d'un facteur 20, qui font chuter les densités à 1 ind./ha lors des bottlenecks, alors que dans certaines îles, ces variations d'abondances sont atténuées.

Le maintien de la variabilité observée dans les îles de surface 100-1250 ha correspond donc à des populations dont l'effectif minimum est de 100 individus environ, même quand elles sont affectées de variations réduisant la densité à 1 ind./ha. En effet, une population réduite à 100 individus reproducteurs ($N_e=100$) conserve 99,5 % de la variance initiale, et 2 individus seulement conservent encore 75 % de cette variance (Frankel et Soulé, 1981). Un bottle-neck très sévère, réduisant la population à 10 individus seulement, n'a donc pas de conséquences dramatiques sur la population, si celle-ci se reconstitue rapidement. Nei *et al.* (1975) ont ainsi montré que si le taux de croissance r est >1 après le bottle-neck, la perte de variabilité est insignifiante. En revanche, une population est condamnée à devenir totalement monomorphe au bout de 60 générations si elle reste au niveau constant de $N_e=6$, quel que soit le nombre d'allèles de départ (2, 4 ou 12) à un locus donné (Denniston, 1978).

Le maintien d'un niveau élevé de polymorphisme est donc conditionné par un nombre minimal d'individus reproducteur $N_e=100$, ou à une récupération très rapide de cet effectif minimal après un bottle-neck réduisant la population à une valeur inférieure à ce seuil. Toutefois, les variations d'effectifs observées depuis 17 ans à Port-Cros suggèrent que certaines îles peuvent abriter des populations de rats sans perte de variabilité, en recevant un flux génique régulier à partir de populations voisines.

Les expériences d'éradication et de recolonisation des îlots, et le maintien d'un polymorphisme élevé dans 2 petites îles proches de la côte (Gargalo 23 ha, 50 m, Piana 6,4 ha, 300 m) suggèrent l'existence de cette immigration. Les expériences d'introduction d'individus étrangers à Piana s'étant soldées par un rejet par la population locale des individus introduits (Granjon et Cheylan, 1989), cette immigration doit se réaliser lors des phases de faibles densités des populations locales.

Le maintien à long terme de certaines populations sans extinction et recolonisation subséquente, est suggéré par la présence d'un allèle fixé (Amy 85) à Ratino (2,9 ha, 670 m de Cavallo, 1125 m de Lavezzi) (Cheylan, inéd.). La durée nécessaire pour la fixation d'un allèle neutre étant $4N_e$ (Kimura et Ohta, 1969), 240 générations (i. e. 240 ans) ont été nécessaires pour fixer l'allèle Amy 85 à Ratino, si $N_e=60$ individus (20 ind./ha) sur l'ensemble de l'île. Certaines petites populations sont donc stables depuis longtemps, et à fortiori, celles habitant les îles de taille moyenne (100-1250 ha). La permanence à long terme de certaines populations est par ailleurs suggérée par l'évolution morphologique de la population actuelle de Lavezzi, caractérisée par une réduction de la taille de la mâchoire, de la rangée dentaire, et des os longs, lorsqu'on la compare à la population des 14-17èmes siècles (Vigne *et al.*, 1993), et par l'existence de toponymes comme *Ratonneau* (îles du Frioul près de Marseille), *Rattonnière* (îles d'Hyères) et *Ratino* (îles Lavezzi).

En conclusion, le maintien, voire l'accroissement, du polymorphisme dans les petites îles s'observe dans des populations réduites (de l'ordre de 100-1000 individus), favorisant l'évolution rapide de certains caractères, sans toutefois que ces populations ne subissent d'extinction, voire de bottleneck prolongé. Elles se maintiennent donc longtemps à un niveau numériquement faible, ce qui suppose des adaptations démographiques et éthologiques originales. Manifestement, ces adap-

tations ne sont acquises que par certaines populations (Bagaud, Riou, Grand Congloué), alors que d'autres varient de façon importante, peut-être en fonction des conditions locales propres à chaque île.

Par ailleurs, l'existence d'un flux génique attesté par la colonisation, ou la recolonisation, de certains îlots, et par le polymorphisme élevé de certaines petites îles proches, comme Piana et Gargalo, contribue sans doute à accroître le polymorphisme initial de certaines populations. Il est probable que dans certaines îles, les variations d'effectifs, qui favorisent la fixation d'allèles rares lors des phases de population réduite, soient l'occasion d'introduction d'allèles nouveaux, lors des phases de hautes densités, les immigrants étant alors rejetés par la population locale (Granjon et Cheylan, 1989).

On serait donc en présence d'un système de flux génique intermittent, introduisant des allèles nouveaux lors des phases de densités réduites, favorables à leur fixation rapide. Ce modèle, combinant introgression et fixation d'allèles sans érosion de la variabilité, n'est autorisé que dans les populations interconnectées de façon épisodique, habitant donc des îles de taille moyenne (100-1000 ha environ) groupées en archipel.

Par ailleurs, ces populations subissent des pressions sélectives (prédation et compétition) quasiment nulles dans les petites îles, où a plupart des espèces vertébrées autres que lézards, Passereaux et oiseaux marins, sont absentes. Ce relâchement des pressions sélectives est par ailleurs suggéré par l'accroissement de taille ("gigantisme") dans les îlots (Granjon et Cheylan, 1990a), et la réduction de tous les paramètres de la fécondité.

Inversement, les populations corse et sarde sont caractérisées, par rapport aux populations continentales, par un polymorphisme enzymatique faible, une taille corporelle réduite et des caractéristiques démographiques contrastées: réduction du nombre d'embryons par portée et du nombre de portées par femelle, mais précocité sexuelle des femelles et allongement de la saison de

reproduction. Ces éléments suggèrent que les pressions sélectives sont plus fortes en Corse que sur les îlots, ce qui est illustré par la communauté de prédateurs aussi riche en Corse que dans une surface homologue continentale, alors que la communauté de Rongeurs, donc de proies potentielles est deux fois plus pauvre (Cheylan, 1984b; Thibault *et al.*, 1992).

Les ajustements démographiques observés sont donc en accord avec une réduction des pressions sélectives, et par conséquent de la mortalité, dans les petites îles, alors que la population corse ne présente pas toutes ces caractéristiques démographiques. En s'éloignant d'une stratégie de type r, les populations micro-insulaires subissent des variations d'effectifs atténuées, réduisant par là-même les risques d'extinction et d'érosion de la variabilité.

Les populations insulaires de rats noirs constituent donc un matériel de choix pour l'étude des processus évolutifs, ces populations ayant acquis en 2000 ans une différenciation mesurable par rapport aux populations continentales. Des études ultérieures sur l'importance du flux génique en fonction des variations d'abondances et des processus d'immigration, permettront de mesurer le degré effectif d'isolement génétique de ces populations, qui méritent d'être considérées différemment de populations invasives sans intérêt.

Remerciements

L'essentiel de ces recherches a été mené conjointement avec Laurent Granjon, que je remercie ici pour cette longue collaboration, qui se poursuit désormais sous les tropiques. Patrick Vidal, dans les îles de Marseille et d'Hyères, Jean-Claude Thibault et Isabelle Guyot, dans les îles Lavezzi et de la Maddalena, ont largement participé au travail de terrain et je leur dois de longues heures de Zodiac dans des conditions météorologiques par toujours agréables, sans lesquelles une bonne part des échantillonnages n'au-

raient pu être réalisés. Pour son soutien au début de ces recherches, son esprit critique au cours de discussions théoriques, et son enthousiasme, je remercie Henri Croset. Le travail de terrain a effectué grâce à l'aide de nombreux chercheurs et étudiants, notamment: Jean-Christophe Auffray, Emmanuelle Canarelli, Jacques Cassaing, Alex Clamens, Jean-Pierre Clara, Michel Delaugerre, Deddy Duryadi, Roger Fons, Hélène Gaubert, Jean-François Letrado, Maria Navajas, Odile Pouliquen. Ces recherches ont été financées par le Parc National de Port-Cros, le Parc Naturel Régional de Corse, Les Réserves Naturelles des îles Cerbicale-Lavezzi, l'UMR5554 (CNRS-Université de Montpellier II) et de l'ERS 1152 (CNRS-Aix-Marseille III).

Bibliographie

- Agostini, P. 1978. Recherches archeologiques sur l'île de Cavallo (Bonifacio, Corse). *Archeologia Corsa*, 3: 15-54.
- Alcover, J. A. 1983. *Contribució al coneixement dels mamífers de les Balears i Pitiüses: Carnívora, Rodentia*. Tesi Doctoral, Universitat de Barcelona, 723 pages.
- Audoin-Rouzeau, F. et Vigne, J. D. 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir *Rattus rattus*. *Revue de Paléobiologie*, 13: 125-145.
- Berry, R. J. et Peters J. 1977. Heterogeneous heterozygosities in *Mus musculus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 197: 485-503.
- Cheylan, G. 1984a. Les mammifères des îles provençales. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 10: 13-25.
- Cheylan, G. 1984b. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré ? *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)*, 39: 37-54.
- Cheylan, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les

- îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'Ecologie*, 19: 417-426.
- Cheylan, G. et Granjon, L. 1985. Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var). Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 11: 109-130.
- Cheylan, G. et Granjon, L. 1987. Ecologie du rat noir *Rattus rattus* à Lavezzi (Corse du sud): abondances, déplacements et reproduction. *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse*, 12: 71-91.
- Cheylan, G., Granjon, L. et Britton-Davidian, J. 1998 - Distribution of genetic diversity within and between Western Mediterranean island populations of the black rat *Rattus rattus*. *Biological Journal of the Linnean Society (London)*. 63: 393-408.
- Davis, D. E. 1953. The characteristics of rat populations. *Quarterly Review of Biology*, 28: 373-401.
- Denniston, C. D. 1978. Small population size and genetic diversity. In Temple, S. A. (ed.), "Endangered Birds: Management Techniques for Preserving Threatened Species": 281-289. University of Wisconsin Press.
- Frankel, O. H. et Soulé, M. E., 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations?. *Heredity*, 78: 311-327.
- Gliwicz, J. 1980. Island populations of rodents: their organization and functioning. *Biological Reviews*, 55: 109-138.
- Gorman, G. C., Soulé, M., Yang, S. Y. et Nevo, E. 1975. Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards. *Evolution* 29: 52-71.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1988. Mécanismes de coexistence dans une guild de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus domesticus* Ruddy) en Corse: conséquences évolutives. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 53: 301-316.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1989. Le sort de rats noirs (*Rattus rattus*) introduits sur une île révélée par radio-tracking. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 309: 571-575.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1990a. différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes. *Mammalia*, 54: 213-231.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1990b. Adaptations comportementales des rats noirs *Rattus rattus* des îles ouest-méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 40: 189-195.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1993. Différenciation génétique, morphologique et comportementale des populations de rats noirs *Rattus rattus* L. des îles d'Hyères (Var, France). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 15: 153-170.
- Granjon, L., Cheylan, G., Duryadi, D., Piraud, N. et Ganem, G. 1992. Premières données sur l'écologie et l'évolution des populations de rats noirs *Rattus rattus* des îles Cerbicales (Corse du sud). *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse*, 39: 97-111.
- Hainard, R., 1962. *Les mammifères sauvages d'Europe*. Tome II, Delachaux et Niestlé Editeurs, Neuchâtel, 274 pages.
- Kilpatrick, W. C. 1981. Genetic structure of insular populations. in *Mammalian population genetics*. Smith, M.H., et Joule, J. Ed. Georgia Press, Athens. Pages 28-59.
- Kimura, M. et Ohta, T. 1969. The average number of generations until fixation of mutant gene in a finite population. *Genetics* 61: 763-771.
- Lanza, B., 1972. The natural history of the Cerbicales islands (Southeastern Corsica) with particular reference to their herpetofauna. *Natura* (Milano), 63: 345-407.
- Létrado, J. F. 1997. *Analyse de l'organisation spatiale et des déplacements au sein d'une population de rats noirs Rattus rat-*

- tus sur l'île de Riou (Fontagne), au large de Marseille. Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université de Montpellier II, 12 pages.
- Navajas y Navarro, M. et Britton-Davidian, J. 1989. Genetic structure of insular Mediterranean populations of the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 36: 377-390.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nei, M., Maruyama, T. et Chakraborty, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29:1-10.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J. et Britton-Davidian, J. 1987. *Manuel pratique de génétique par électrophorèse des protéines*. Lavoisier éditeur, Paris.
- Patton, J. L., Yang, S. Y. et Myers, P. 1975. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations *Rattus rattus* of the Galapagos archipelago, Ecuador. *Systematic Zoology*, 24: 296-310.
- Sanges, M. et Alcover, J. A. 1980. Notícia sobre la microfauna vertebrada holocènica de la grotta Su Guanu o Gonagosula (Oliena, Sardenya). *Endins*, 7: 57-62.
- Soulé, M. et Yang, S. Y. 1973. Genetic variation of the side blotched lizards on islands in the gulf of California. *Evolution*, 27: 593-600.
- Thibault, J. C., Patrimonio, O. et Torre, J. 1992. Does the diurnal raptor community of Corsica (Western Mediterranean) show insular characteristics ? *Journal of Biogeography* 19: 363-373.
- Vigne, J. D. 1992. Zooarcheology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last Ice Age. *Mammal Review*, 22: 87-96.
- Vigne, J. D. et Valladas, H. 1996. Small mammal fossil assemblages and indicators of environmental changes in Northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archeological Sciences*, 23: 199-215.
- Vigne, J. D., Cheylan, G., Granjon, L. et Auffray, J. C. 1993. Evolution ostéométrique de *Rattus rattus* et *Mus musculus domesticus* sur de petites îles: comparaison des populations médiévales et actuelles des îles Lavezzi (Corse) et Corse. *Mammalia*, 57: 85-98.
- Watson, J. S. 1950. Some observations on the reproduction of *Rattus rattus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 120: 1-12.
- Zamorano Cortella, E. 1985. *Estudio taxonómico-sistemático de Rattus rattus (Linneo, 1758) en el Sur de la Península ibérica*. Licence de Sciences Biologiques, Université de Malaga, 200 pages.



*PER UN MUSEU DE LA
NATURALES A CIUTAT*

Invertebrats endèmics i illes: (Tenebrionidae i Araneae) introduccions i extincions als illots de Cabrera (Illes Balears)

Guillem X. PONS i Miquel PALMER

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (IMEDEA). Carretera de Valldemossa km 7,5. 07071 Palma de Mallorca. e-mail: icampr@ps.uib.es

Pons, G. X. i Palmer, M. 1999. Invertebrats endèmics i illes: introduccions i extincions als illots de Cabrera (Illes Balears). Mon. Soc. Hist. Nat. Balears 6 / Mon. Inst. Est. Bal. 66: 105-122. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

S'analitza la composició faunística dels illots de Cabrera per avaluar si hi ha diferències en l'impacte que ha tingut un esdeveniment històric clau (la colonització per *Rattus rattus*) sobre dos grups faunístics amb capacitat de dispersió ben contrastada: les aranyes en front als coleòpters tenebrioníds. Es confirma l'existència de diferències significatives en quant a la composició taxonòmica i estructura de les comunitats per als dos grups, i s'interpreten aquestes diferències dintre d'un marc teòric general. Es proposa que, com a norma general, la composició d'espècies endèmiques (com a paradigma de les espècies males dispersores) a illes no oceàniques serà el resultat de successives extincions a partir d'un stock inicial més ric, degudes a l'impacte de diferents esdeveniments claus que van tenint lloc al llarg de la història de cada illa.

Paraules clau: *Rattus rattus*, Tenebrionidae, Araneae, Extincions, Insularitat, Arxipèlag de Cabrera.

Endemic invertebrates and islands: introductions and extinctions in the Cabrera archipelago (Balearic Islands).

The faunistic composition of 14 islets from the Cabrera archipelago (off SE Mallorca, Balearic Is.) is analysed in search of potential differences in both composition and structure of the community of two invertebrate groups displaying contrasting dispersal capabilities: spiders versus tenebrionid beetles. Differences found are explained as the result of a historical event: the introduction of *Rattus rattus*. We propose that the current composition of endemic species in non-oceanic islands must be envisaged as the result of successive extinction events, each linked to specific key events having occurred during island history. It is assumed that the number of endemic species diminishes with time from a larger initial stock. Insular endemic species are a paradigmatic example of organisms with very reduced potential for dispersal. Therefore, the introduced model of successive extinctions can be applicable to every poorly dispersed group of organisms.

Keywords: *Rattus rattus*, Tenebrionidae, Araneae, Extinctions, Insularity, Cabrera Archipelago.

Introducció

Algunes illes geogràfiques o ecològiques es veuen sotmeses a un fet paradoxal: la invasió d'espècies alienes normalment implica l'extinció de moltes d'espècies endèmiques, però a la vegada s'incrementa (o almenys no baixa de manera significativa) la diversitat total de l'illa (Lugo, 1988; Bellés, 1996; Palmer i Pons, 1996a).

Les illes de la Mediterrània són un bon exemple, ja que amb la arribada dels humans s'introduïren també tota una sèrie de mamífers. Les comunitats teriològiques modernes difereixen de les del final del Plistocè en que les faunes actuals compten amb una major quantitat d'espècies, però quasi bé no hi ha endemismes. Per exemple, a Xipre, Còrsega i Mallorca s'extingiren quasi tots els mamífers endèmics just després de l'arribada dels humans. Actualment, aquestes tres illes compten, respectivament, amb 10, 17 i 12 espècies de mamífers silvestres (sense comptar les rates pinyades), junt amb 8 a 10 tàxons domèstics, essent les comunitats insulars actuals molt semblants a les continentals més properes (Alcover, 1979; Alcover *et al.*, 1981; Vigne, 1997).

A una escala geogràfica més petita també hi ha exemples de l'efecte de la invasió d'espècies alienes. L'efecte de la presència de rates (*Rattus rattus*) sobre els tenebrioníds (coleòpters majoritàriament àpters i amb elevada taxa d'endemicitat) ha estat estudiada als petits illots que envolten les Illes Balears (Palmer i Pons, 1996a). Els illots que tenen rates tenen també un menor nombre de tenebrioníds endèmics, però el nombre total de tenebrioníds roman gairebé independent de la presència de *R. rattus*. Sembla, per tant, que a les illes amb rates es produeix una substitució de tenebrioníds endèmics per tenebrioníds al·lòctons. *Blaps gigas* Linnaeus, 1781 i *Elenophorus collaris* Linnaeus, 1767 són exemples d'espècies afavorides per la presència de rates, probablement degut a una major capacitat de resistir la predació per part dels rosegadors (Palmer i Pons, 1996a).

Un fet diferent però relacionat es dona (per exemple) a l'illa de Cabrera (SE de Mallorca, Illes Balears): el número d'espècies d'ocells (Sunyer, 1997), de caragols terrestres (Altaba, 1993) i de plantes vasculares (Bibiloni *et al.*, 1993) per unitat d'àrea és significativament major als conreus abandonats de les rodalies del port que a hàbitats més ben preservats. Aquests exemples, a més a més, posen de manifest que la biodiversitat local no és un bon indicador de qualitat mediambiental, especialment quan es tracta d'endemismes i d'illes (Pons i Palmer, 1996).

Quina causa teòrica pot estar rera d'aquests fenòmens?. Un dels models clàssics per explicar la composició específica de cada una de les illes d'un arxipèlag està basat en el concepte de metapoblació (Schoener, 1991). Aquest model implica que les poblacions de cada illa estan connectades entre si per taxes de colonització altes o, almenys, moderades. El model de la metapoblació, però, no es pot aplicar a les espècies amb baixa o nul·la dispersabilitat. Aquestes espècies són un conjunt qualitativament important, doncs la majoria dels endemismes són, quasi com a condició necessària i suficient, males dispersores. Per tant, és esperable a priori que les comunitats d'un arxipèlag s'estructurin de manera diferent i responguin diferenciadament en funció de la dispersabilitat de les espècies que conformen aquestes comunitats.

Algunes de les diferències entre els dos tipus ideals de comunitats, és a dir, comunitats d'espècies bones versus comunitats d'espècies males dispersores, es troben en: 1) l'estabilitat local i regional, 2) la causa d'un patró estructural anomenat per diferents autors *nested pattern*, o 3) l'impacte d'esdeveniments històrics clau.

En quant a l'estabilitat de les poblacions, en una metapoblació, una població local concreta pot ésser inestable, i extingir-se, però l'espècie pot ésser estable i no extingir-se a nivell regional. Això és degut a que cada extinció local pot ésser seguida d'una recolonització a partir d'una altra població local d'alguna de les illes veïnes o del conti-

ment. Un exemple és el de les sargantanes del gènere *Anolis* de moltes de les Antilles menors (Schoener, 1991). Per al nostre estudi, és raonable assumir que les aranyes que construeixen teranyines elevades sobre vegetació arbustiva (per exemple, Araneidae, Tetragnathidae, Uloboridae i certes espècies de Theridiidae) tendran major capacitat de dispersió. Per a una espècie mala dispersora una extinció local és més probable que sigui irreversible. Això implica que, per no córrer risc d'extingir-se, cada població local ha d'esser abundant i estable a escala ecològica. La població de *Phylan semicostatus* Mulsant i Rey, 1854, un coleòpter tenebrionid endèmic i àpter que es troba a l'illa del Toro (Calvià, Mallorca), és un bon exemple d'abundància i estabilitat (Palmer i Pons, 1996b).

Una segona diferència entre comunitats bones i males dispersores està en les causes d'un patró estructural conegut com a *nested pattern* (Darlington, 1957; Lomolino, 1996): les illes de molts d'arxipèlags es poden ordenar de manera que si l'illa més depauperada conté *n* espècies, la següent conté les mateixes *n* espècies amb alguna addició, i així successivament fins a l'illa amb major riquesa específica. Sembla que aquest patró en comunitats d'espècies males dispersores està relacionat amb la semblança ecològica entre illes (per exemple, l'àrea insular) i és independent del grau d'aïllament.

Finalment, una tercera característica diferencial entre comunitats d'espècies bones i males dispersores és l'impacte d'esdeveniments històrics clau. Les dades empíriques disponibles suggereixen que les espècies bones dispersores es veuen poc afectades per esdeveniments de tipus catastròfic. Un exemple són les tormentes tropicals (huracans) que devasten de forma periòdica algunes de les illes petites del Carib. Està ben documentat que les emprems d'aquests fenòmens catastròfics sobre la fauna amb bona dispersabilitat queden esborrades en, relativament poc temps (Schoener, 1991).

En aquest treball s'estudia exclusivament aquesta tercera característica diferen-

cial: es comparen i avaluen les composicions faunístiques de dos grups d'organismes amb capacitat de dispersió ben contrastada a 14 illes d'un mateix arxipèlag. L'interès del cas estudiat en aquest treball radica en el fet que només una part de les illes d'aquest arxipèlag han estat colonitzats per rates (*Rattus rattus*) i que l'arribada de *R. rattus* és un esdeveniment històric clau. L'efecte perturbador de *R. rattus* sobre les comunitats d'invertebrats als illots de les Balears ha estat documentat per Bellés (1996) i Palmer i Pons (1996a), i arriba àdhuc fins a l'extinció local de diferents espècies endèmiques. Aquesta comparació ens permet dilucidar quin és el marc teòric que diferencia ambdós tipus de comunitats (males versus bones dispersores) i avaluar-ne les conseqüències. El model teòric avaluat suposa que per a grups zoològics amb baixa capacitat de dispersió, la composició faunística actual és bàsicament el resultat de successives extincions de l'stock inicial degut a que la probabilitat de recolonització és mínima (extincions selectives). Contràriament, per a grups zoològics amb elevada capacitat de dispersió, la composició faunística actual seria el resultat de successives immigracions i extincions, però no estaria determinada per l'stock inicial.

Mètodes

Àrea d'estudi

L'arxipèlag de Cabrera, declarat al 1993 Parc Nacional, és un conjunt d'illes i illots de les Balears, que representa uns 13,2 km² de terres emergides (Fig. 1). Localitzat al SE de Mallorca, es troba separat d'aquesta per un freu d'aproximadament 9 km entre el cap de Ses Salines i l'illot més septentrional, Na Foradada. Aquestes illes es disposen de forma allargada amb una direcció NE a SW. L'arxipèlag de Cabrera, compost per un total de 19 illes o illots a més d'un gran nombre d'esculls, presenta una gran heterogeneïtat respecte a les dimensions i a la forma de cada una d'elles. Aquestes illes varien entre les

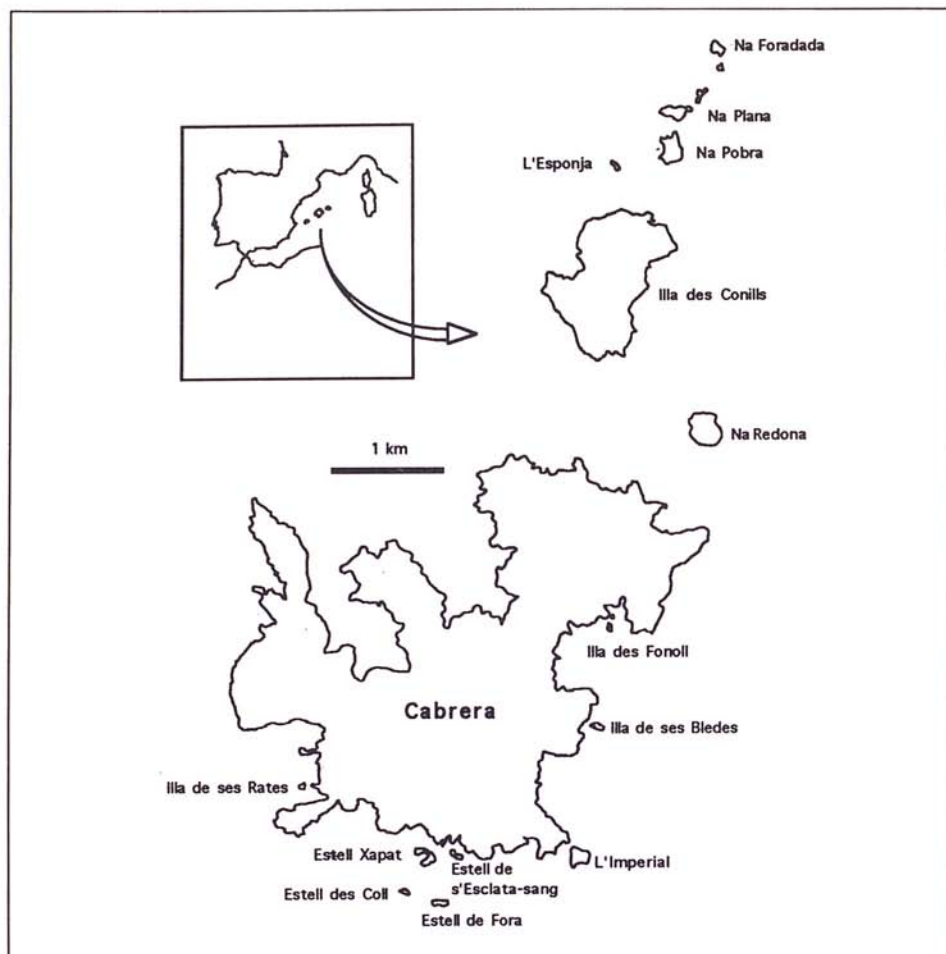


Fig. 1. Situació geogràfica de l'arxipèlag de Cabrera.
Fig. 1. Geographical location of the Cabrera Archipelago.

0,10 Ha i els 142 m de perímetre d'illa de l'Olló i les 1.154,75 Ha i 38.656 m de perímetre de Cabrera Gran. Servera (1993) aporta més dades sobre les característiques fisiogràfiques d'aquesta zona. Les batimetries entre illes permeten assegurar que els illots actuals estaven connectats a l'illa principal en el període de màxima regressió marina durant la darrera glaciació del Plistocè (Cuerda, 1993). En aquells moments, i a una escala espacial

d'unes decenes de km, es pot assumir una notable homogeneïtat mediambiental i és difícil d'imaginar l'existència de gradients geogràfics en la composició faunística. Per tant, s'ha d'assumir que en el moment en que pujà el nivell de la mar i es varen conformar (aïllar) els illots actuals, la seva composició faunística devia ser molt semblant (tant pels illots entre si, com entre illots i l'illa principal).



Fig. 2. L'Imperial al fons amb l'Olla en primer pla (Foto Antonio Rodríguez-Perea).
Fig. 2. L'Imperial at the back and L'Olla at the front. (Ligth Antonio Rodríguez-Perea).

Organismes estudiats

Només una part dels illots de Cabrera han estat colonitzats per rates. La hipòtesi nul·la és que no hi ha diferències entre les illes amb rates o sense rates. Trobar aquestes diferències amb organismes de baixa capacitat de dispersió i no trobar-les a organismes d'elevada capacitat de dispersió confirmaria la predicció del marc teòric general.

Per avaluar empíricament l'efecte de la dispersabilitat s'analitza la presència - absència als illots de Cabrera de les espècies de dos grups zoològics amb diferent capacitat de dispersió: aranyes (Arachnida, Araneae; bones dispersores) i tenebrioníids (Tenebrionidae, Coleoptera; insectes àpters i de dispersió limitada).

Moltes d'espècies d'aranyes (Araneae) presenten anemocòria. Hi ha dades contrastades de dispersions de milers de quilòmetres (Vigne, 1997). Segons el mateix autor, les aranyes conformen un important percentatge del plancton aeri. Algunes espècies potencien l'acció del vent amb un comportament denominat en terminologia anglosaxona *ballooning*

consistent en la dispersió dels exemplars juvenils gràcies a la utilització d'un fil de seda que actua com a un estel (Attenborough, 1984). Aquesta característica ja fou documentada per Darwin quan navegava cap a les illes Galàpagos amb aranyes juvenils procedents de la costa d'Equador capturades accidentalment a la coberta del Beagle. D'acord amb l'elevada dispersabilitat, hi ha poques aranyes endèmiques. Així, a les Balears han estat documentades 24 espècies d'aranyes endèmiques (algunes d'elles amb dubtes taxonòmics pendants), d'un total de prop de 300 espècies inventariades. La totalitat d'aquests endemismes tenen costums lapidícoles i una menor dispersabilitat que espècies d'altres famílies d'aranyes més arborícoles (Pons i Palmer, 1996a; Pons *et al.*, 1993).

Contrastant amb això, la majoria de tenebrioníids (Coleoptera, Tenebrionidae) presenten baixa dispersabilitat. Els casos de subestructuració (diferenciació genètica entre poblacions) són freqüents (per exemple, Juan *et al.*, 1996), fins i tot en absència de barreres biogeogràfiques (Finston i Peck, 1995). Els casos de clines morfoanatòmiques estan



Fig. 3. Na Redona (Foto Antonio Rodríguez-Perea).
Fig. 3. Na Redona (Ligth Antonio Rodríguez-Perea).

també ben documentats i són freqüents els problemes taxonòmics lligats a la interpretació d'aquestes diferències (per exemple, Palmer, 1998). D'acord amb la baixa capacitat de dispersió dels tenebrionids, la seva taxa d'endemicitat és elevada. Així, trobam fins a un 30% d'endemismes de tenebrionids a les illes Balears (Pons i Palmer, 1996). No obstant, aquesta és una xifra baixa si la comparem amb altres illes de caràcter oceànic com Madeira, amb una taxa d'endemicitat del 54%, o les illes Canàries, amb un 82% (Oromí, 1982).

Als illots de Còrsega i Provença, els vegetals són el component més important en la dieta de *Rattus rattus*, excepte en el bosc de l'illa de Port-Cros (amb un 59,2% del volum estomacal compost per invertebrats). El règim alimentari de *R. rattus* és molt variable i la fracció animal representa d'un 0,5 fins a un 26,6% (del volum estomacal) (Cheylan, 1988). *R. rattus* depreda, principalment, sobre coleòpters, hemípters i lepidòpters. Els aràcnids, dípters i ortòpters també estan presents en la seva dieta, però són més rars (Cheylan, 1988). El mateix autor indica la

importància de l'oferta alimentària a determinats indrets, com és l'abundància de miriàpodes a Port-Cros. Aquesta abundància es veu ben reflectida en el règim alimentari de *R. rattus* en aquesta illa. Els caragols terrestres també són un element gens menyspreable a la dieta de les rates. Sovint les closques de caragols terrestres amb senyals d'haver estat menjades són emprades com a indicadors de la presència-absència de rates als illots (Palmer i Pons, 1996a).

Base de dades

Les llistes faunístiques de cadascun dels 14 illots considerats (Fig. 1) es feren mitjançant recol·lecció directa. A Palmer i Pons (1996a) s'analitza l'eficiència del mètode de recerca i es justifica la seva utilització. L'esforç de mostratge s'avalua en un mínim de 5 hores per hectàrea, repartides en almenys dues visites a cada illot (Palmer i Pons, 1996a).

Estratègia general de l'anàlisi de les dades

Les anàlisis de les relacions entre localitats a partir de matrius de presència/absència

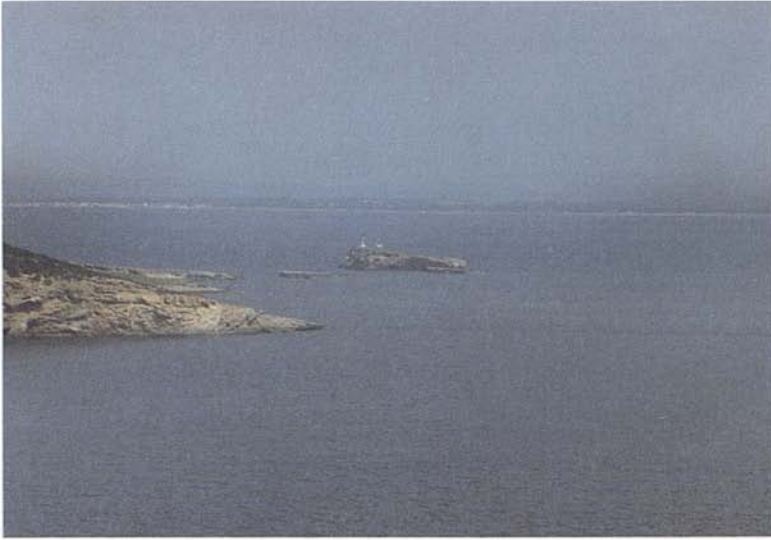


Fig. 4. Na Foradada, amb el seu far, és l'illot més septentrional de l'arxipèlag (Foto Antonio Rodríguez-Perea).

Fig. 4. Na Foradada, with a lighthouse, is the northern islet (Lighthouse Antonio Rodríguez-Perea).

d'espècies encara és un tòpic no ben resolt pels estadístics teòrics, malgrat la seva importància en ecologia i biogeografia (Birks, 1987). Una de les aproximacions possibles al problema és calcular una matriu de similituds entre localitats a partir de la matriu original. Les matrius de similitud es poden analitzar per diferents mètodes i objectius (Birks, 1987; Real i Vargas, 1996). Aquí s'ha realitzat una anàlisi d'ordenació, assignant-se un valor a cada localitat dins d'una seqüència teòricament continua. Finalment, la variable (o variables) generada pot ser analitzada amb mètodes estadístics convencionals per tal d'avaluar hipòtesis.

S'ha adoptat aquesta estratègia general ja que l'objectiu final és avaluar l'efecte d'una variable categòrica (presència de rates). De totes maneres, un dels punts d'aquest protocol no està del tot resolt. Es tracta de l'elecció de l'índex de similitud. Les propietats matemàtiques normalment recomenades per a aquests índexs són: 1) que el seu valor s'incrementi linealment entre uns valors màxim i mínim a la vegada que s'incrementa el núme-

ro d'espècies compartides per ambdues localitats i 2) que l'índex sigui independent de la diversitat de cada localitat i de la mida de la mostra (Wolda, 1981). L'índex de Jaccard (Jaccard, 1908) compleix la primera condició, però cap dels índexs usals compleixen la segona. Krebs (1989) suggereix que si es mantén constant la mida de la mostra (és a dir, l'esforç de mostreig), l'índex de Jaccard podria ser un bon estimador de la similitud ambiental. Aquests autors assumeixen, però, que la diversitat de cada localitat és comparable i que l'abundància de les espècies segueix una sèrie logarítmica, la qual cosa podria no aconseguir-se en illes de mida diferent. Malauradament, manquen estudis teòrics que clarifiquin aquest punt. Relacionat amb l'anterior, hi ha també un possible problema biològic: quant més petita és una illa major sol ser la influència marina, de manera que les illes petites solen ser també biològicament més semblants que l'esperat (un exemple és troba Wiggins i Møller, 1996, i Lomolino, 1996, també tracta una qüestió relacionada).



Fig. 5. L'illa des Conills, després de l'illa de Cabrera, és qui aporta més superfície a l'arxipèlag (Foto Antonio Rodríguez-Perea).

Fig. 5. L'illa des Conills, following Cabrera main land, is the biggest islet (Ligth Antonio Rodríguez-Perea).

Recentment s'han fet una sèrie de progressos interessants comparant els valors observats amb la distribució teòrica de l'índex. L'índex de Jaccard sembla ser un dels més ben coneguts en relació a aquest aspecte (Baroni-Urbani, 1980; Real i Vargas, 1996). Aquest fet i, sobre tot, la manca d'alternatives més raonables ens ha fet decidir per l'índex de Jaccard, malgrat els problemes esmentats abans. De totes formes, les noves perspectives que tot just s'estan obrint amb els mètodes de randomització (vegeu, per exemple, Manly, 1995) permetran nous avenços teòrics.

Escalat multidimensional

A partir de les matrius quadrades formades pels coeficients de similaritat entre totes les parelles possibles d'illots, s'ha determinat una única variable que assigna un valor discret a cada un dels illots. L'escalat multidimensional és un procediment de reducció de dades que permet determinar coordenades en

un espai amb menys dimensions que l'original. Les noves coordenades són tals que les distàncies (o, en aquest cas, similaritats) entre els nous punts són el més semblant possible a les distàncies entre les coordenades originals. Es parteix de les matrius de presència - absència, que situen cada illot en un espai de n -dimensional, on n és el número d'espècies de l'arxipèlag. Les diferències entre illots dintre d'aquest espai són estimades gràcies als índex de similaritat, i l'escalat multidimensional permet determinar noves coordenades en un espai, en el nostre cas, d'una sola dimensió. L'escalat multidimensional s'ha realitzat amb la rutina MDS del SYSTAT (Wilkinson, 1992).

Anàlisi de la covariància

L'obtenció de coordenades 1-dimensionals per a cada illot és necessària per a la passa següent: dilucidar l'existència de patrons de covariació entre la fauna (per una



Fig. 6. N'Enciola, amb el seu far, separa l'illa de les Rates (a la dreta) dels Estells (Estells Xapats a l'esquerra de la fotografia) (Foto Antonio Rodríguez-Perea).

Fig. 6. N'Enciola, with a lighthouse, separates l'illa de les Rates (on the right) from the Estells (the Estells Xapats on the left) (Ligth Antonio Rodríguez-Perea).

part els tenebrioníds i per l'altra les aranyes) i una sèrie de variables ambientals. L'eventual existència d'aquests patrons diferencials entre grups de capacitat de dispersió ben diferenciada serà finalment interpretada per les implicacions teòriques dels dos marcs teòrics: el de les immigracions/extincions versus el de les extincions selectives.

En primer lloc s'ha avaluat TENEB com a variable depenent. Aquesta variable és el resultat de l'escalat multidimensional dels índexs de Jaccard per a Tenebrionidae. En el segon, ARANY, que és el mateix per a Araneae. En ambdós casos, les variables independents han estat la presència de rates (RATES, com a variable categòrica), i la semblança mediambiental general (PLANT, com a covariable). Per estimar aquesta semblança s'ha optat per la presència-absència de plantes vasculars, basada en Bibiloni et al. (1993). De forma semblant a la fauna, PLANT és el resultat de l'escalat multidimensional dels índexs de Jaccard per a les plantes vasculars.

Altres dues variables han estat considerades però eliminades de les anàlisis finals. Es tracta de la distància de cada illot a l'illa principal, ja que la presència de rates és distància-dependenent (Cheylan, 1986; Palmer i Pons, 1996a). D'altra banda, PLANT i l'àrea de cada illot han resultat ser colinears. De les dues variables s'ha escollit PLANT perquè, a priori, ens ha semblat un estimador més fi de l'ambient de cada illot.

Totes les regresions per grups de la variable categòrica són significatives (Sokal i Rohlf, 1981). S'ha testat el paral·lelisme de les rectes avaluant la no significació d'interaccions entre RATES i PLANT (Wilkinson, 1992).

Resultats

Les matrius de presència - absència es basen en Palmer (1994), Palmer i Petitpierre (1993), Pons (1993) i Pons *et al.* (1993).

	Ca	Co	Re	Im	Pl	Po	Fo	Ra	Xl	Xp	Es	Ec	Fr	Bl	Fn	Ep
<i>Tentyria schauvi</i>					X		X									
<i>Stenosis intricata</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X
<i>Elenophorus collaris</i>	X															
<i>Alphasida depressa</i>	X	X		X		X	X	X	X		X		X	X		X
<i>Asida planipennis</i>	X	X	X		X											
<i>Blaps gigas</i>	X															
<i>Blaps lethifera</i>	X															
<i>Dendarus depressus</i>																X
<i>Phylan nitidicollis</i>	X		X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phylan semicostatus</i>		X			X	X	X									
<i>Gonocephalum rusticum</i>	X															
<i>Crypticus pubens</i>					X	X	X									X
<i>Crypticus gibbulus</i>	X															
<i>Tenebrio obscurus</i>	X															
<i>Tenebrio molitor</i>	X															
<i>Nesotes viridicollis</i>	X			X	X	X	X		X			X	X	X	X	
<i>Catomus rotundicollis</i>			X		X	X	X		X							X
<i>Trachyscelis aphodioides</i>	X															
<i>Ammobius rufus</i>	X															
<i>Phaleria acuminata</i>	X															

Taula 1. Distribució dels tenebrioníds de Cabrera.

Table 1. Distribution of *Tenebrionidae* in Cabrera.

Ca = Cabrera; Co = Illa des Conills; Re = Na Redona; Im = L'Imperial; Pl = Na Plana; Po = Na Pobra; Fo = Na Foradada; Ra = Illa de ses Rates; Xl = Estell Xapat de Llevant; Xp = Estell Xapat de Ponent; Es = Estell de s'Esclata-sang; Ec = Estell des Coll; Fr = Estell de Fora; Bl = Ses Bledes; Fn = Es Fonoll; Ep = L'Esponja.

Sembla que l'illa de ses Bledes no pot mantenir una població estable de *R. rattus*, però s'han observat excrements que són atribuïts a colonitzacions no exitoses (Alcover, 1993). Aquestes colonitzacions esporàdiques semblen haver deixat la seva impronta en el número de tenebrioníds endèmics esperats (Palmer i Pons, 1996a). Per això s'asumeix que les rates ja han modificat la biota d'aquest illot.

A la taula 1 es poden trobar les dades referides als tenebrioníds, mentres que a la taula 2 es mostren les dades per a les aranyes. L'illa des Fonoll presenta un número d'aràcnids anormalment baix, degut a diferències significatives en l'esforç de mostreig, per la

qual cosa aquest illot ha estat exclòs de l'anàlisi de dades per a les aranyes.

Per als tenebrioníds, cal destacar la presència de *Dendarus depressus* Reitter, 1915 endemisme gimnèsic (present a Mallorca, Menorca i Cabrera), recol·lectat únicament a l'Esponja, i del que es coneixen molts poques poblacions actuals (Palmer, 1994). La presència de *Crypticus pubens balearicus* Español, 1950 a Cabrera és també interessant ja que és un dels pocs endemismes de les Balears compartit per les Gimnèsies (grup d'illes del nord de les Balears) i per a les Pitiüses (grup d'illes del sud; Pons i Palmer, 1996a; Palmer *et al.*, en premsa).

S'han identificat 84 tàxons d'aranyes,

de les quals un mínim de 4 són endèmiques de les Balears: *Nemesia brauni* Koch, 1882 (present a la majoria dels illots); *Harpactea dufouri* (Thorell, 1873); *Malthonica balearica* Brignoli, 1978 i *Hahnina hauseri* Brignoli, 1978. La composició araneològica està dominada per famílies de costums lapidícoles (diürnes i/o nocturnes): els Gnaphosidae (12 espècies) i Salticidae (12 espècies). No obstant, també entre aquestes dues famílies es troben múltiples exemples d'espècies d'àmplia distribució geogràfica i elevada capacitat de dispersió. La dispersió es dona quan l'individu és juvenil. Espècies arborícoles o arbustives, malgrat tinguin un elevat poder de dispersió (com succeix amb la família Araneidae), estan força condicionades per la presència d'aquest tipus de vegetació. Així, no poden colonitzar illes molt properes que comptin únicament amb vegetació baixa, herbàcia i, en el cas de quasi la totalitat d'illots de Cabrera, de característiques nitròfiles. Com es veu a la taula 2 de distribució d'aranyes per illots de Cabrera la majoria de les espècies d'Araneidae es distribueixen a l'illa major, a excepció de *Neoscona dalmatica* (Doleschall, 1852) i *Zygiella x-notata* (Clerck, 1757), que són espècies fissurícoles litorals i la seva presència no depèn de la vegetació. Així doncs, tant les aranyes lapidícoles com arborícoles compten amb una capacitat de dispersió molt superior que els coleòpters àpters.

A la figura 7 es mostren els resultats de les dues anàlisis de la covariància. Aquesta figura es completen amb la taula 3. En el cas de les aranyes, la presència de *Rattus rattus*, RATES, sembla no tenir efectes significatius ($F=0,609$, $P=0,453$), contrastant amb l'efecte molt significatiu que aquesta variable té per a TENEB ($F=32,417$, $P=0,001$). Respecte a la flora de cada illot (PLANT), té un clar efecte significatiu tant per a TENEB ($F=13,510$, $P=0,004$), com a per a ARANY ($F=17,019$, $P=0,002$).

Dues de les espècies de tenebrioníds (*Phylan semicostatus* i *Phylan nitidicollis*) són alopatríques, i han estat considerades

espècies germanes d'origen recent (Palmer, 1994). En aquest cas el model de les extincions selectives a partir d'un stock inicial comú no tendria sentit. Considerant les dues espècies com a una sola, no hi ha canvis qualitius en els resultats, que s'han de considerar per tant independents de la possible vicariància entre aquestes dues espècies.

Discussió

Una de les diferències teòriques entre els dos tipus ideals de comunitats (amb espècies bones dispersores versus males dispersores) són les repercussions que han de tenir els esdeveniments històrics concrets sobre la composició faunística (a Palmer i Pons, en preparació, s'exploren altres diferències). La predicció teòrica és que les espècies amb taxes de colonització moderades o altes es poden veure poc afectades per una catàstrofe com és l'arribada a un illot de mida petita d'un depredador potencial per als invertebrats. En el cas contrari, s'espera que les espècies amb baixa o nul·la dispersabilitat es poden veure molt afectades per fets històrics de caire catastròfic.

L'arribada de rates a un illot és un d'aquests fets històrics que permeten la comparació dels seus efectes en espècies amb baixa versus alta capacitat dispersiva. Els resultats obtinguts són clars: per als tenebrioníds hi ha un efecte significatiu de la presència de rates sobre la composició faunística de cada illot, que no es fa palès per a les aranyes (fig. 7, taula 3). En el cas dels tenebrioníds, aquest efecte s'afegeix a les diferències mediamambientals (mesurades via composició florística) per si mateixes. És a dir, dos illots amb composicions florístiques molt semblats tendran composicions faunístiques (tenebrioníds àpters) significativament diferents si un té rates i l'altre no, però semblats si ambdós tenen o no tenen rates. La discussió de possibles interaccions entre el medi ambient (estimat via composició florística) i la presència de rates sobre la composició faunística, així

	Ca	Co	Re	Im	Pl	Po	Fo	Ra	Xl	Xp	Es	Ec	Fr	Bl	Fn	Ep	Pa	OI
<i>Gnaphosidae sp 6</i>			X															
<i>Zoropsis spinimanus</i>	X																	
<i>Thanatus mundus</i>	X	X		X		X												
<i>Philodromidae sp.</i>	X	X		X			X											
<i>Synema globosum</i>	X	X																
<i>Thomisus onustus</i>	X																	
<i>Xysticus nubilus</i>	X	X																
<i>Cyrrba algerina</i>	X	X	X	X		X		X	X									
<i>Menemerus sp.</i>		X	X			X												
<i>Heliophanus sp.</i>	X						X		X	X								
<i>Phlegra breneri</i>	X																	
<i>Euophrys vafra</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X			X	
<i>Evarcha falcata</i>	X																	
<i>Salticus sp.</i>	X		X															
<i>Salticidae sp. 1</i>		X	X	X		X	X					X						
<i>Salticidae sp. 2</i>	X	X			X				X									
<i>Salticidae sp. 3</i>	X	X		X														
<i>Salticidae sp. 4</i>		X																
<i>Salticidae sp. 5</i>	X																	
<i>Lycosidae sp.</i>	X	X	X	X		X			X	X		X						
<i>Lycosa cf. radiata</i>	X																	
<i>Liocranum majus</i>	X	X	X		X	X	X	X	X	X			X	X	X	X		
<i>Zodarion sp.</i>	X																	
<i>Lathys narbonensis</i>		X		X	X		X			X			X					
<i>Oonopinus angustatus</i>	X	X																X
<i>Oonopidae sp</i>		X							X									
<i>Dysderina loricata</i>			X						X	X			X					
<i>Zora sp.</i>	X																	
<i>Ero sp.</i>	X	X																
<i>Linyphiidae sp 1</i>		X																
<i>Linyphiidae sp 2</i>	X	X																
<i>Linyphiidae sp 3</i>		X																
<i>Centromerus sp.</i>	X																	
<i>Dismodicus bifrons</i>	X																	
<i>Lophocarenum medusa</i>		X																
<i>Microctenonyx subitaneus</i>	X																	
<i>Sintula diceros</i>	X																	

Taula 2. Presència d'aranyes (Araneae) als illots de Cabrera.

Table 2. Presence of spiders on the Cabrera cays.

Ca = Cabrera; Co = Illa des Conills; Re = Na Redona; Im = L'Imperial; Pl = Na Plana; Po = Na Pobra; Fo = Na Foradada; Ra = Illa de ses Rates; Xl = Estell Xapat de Llevant; Xp = Estell Xapat de Ponent; Es = Estell de s'Esclata-sang; Ec = Estell des Coll; Fr = Estell de Fora; Bl = Ses Bledes; Fn = Es Fonoll; Ep = L'Esponja; Pa = Illot Pla; OI = L'Olló.

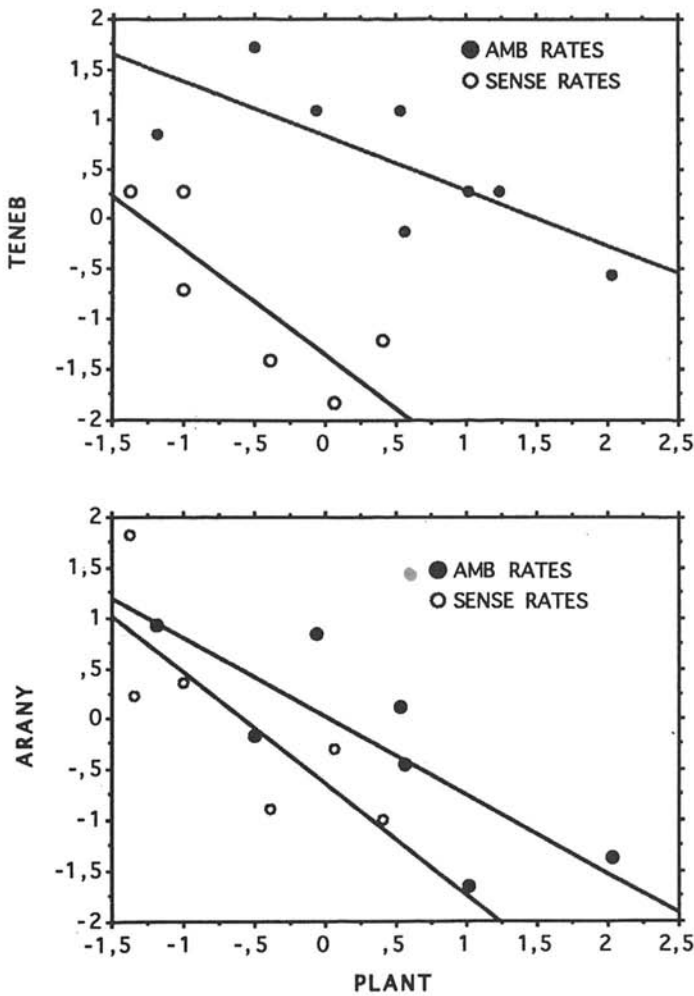


Fig. 7. Relacions entre mediambient i composició faunística. *PLANT* és una mesura de semblança entre flors insulars. *TENEb* i *ARANY* són el mateix per a tenebrioníds i aranyes (vegeu el text per a més detalls). Cada punt representa un illot. Es pot veure que per a tenebrioníds, les rectes de regressió per a illes amb i sense rates preseten punts d'intercepció diferent, suggerint que la presència de rates determina significativament les espècies de tenebrioníds de cada illa. La diferència entre les dues rectes corresponents a aranyes és molt més petita i no significativa.

*Fig. 7. Relationships between environment and faunistic composition. PLANT is a similarity measurement of insular flora. TENEb and ARANY are the same for tenebrionid beetles and spiders (see text for more details). Every point in the graph represent a single islet. The regression lines indicates that the intercepts for the lines with and without rats are different in the case of the beetles, suggesting that the presence of *R. rattus* determines tenebrionid composition. Contrasting, the difference for spiders is smaller and nosignificant.*

Araneae

Variable	Suma de quadrats	Graus de llibertat	Quadrats mitjans	F	Prob.
RATES	0,286	1	0,286	0,609	0,453
PLANT	8,001	1	8,001	17,019	0,002
Error	4,701	10	0,470		

Tenebrionidae

Variable	Suma de quadrats	Graus de llibertat	Quadrats mitjans	F	Prob.
RATES	10,296	1	10,296	32,417	0,004
PLANT	4,291	1	4,291	13,510	0,001
Error	3,494	11	0,318		

Taula 3. Resultats de l'anàlisi de la covariança per a les aranyes (part superior) i els tenebrionids (part inferior). La variable categòrica és RATES (presència/absència de rates) i PLANT és la covariable. PLANT és el resultat de l'escalat multidimensional de la matriu de similaritat (índex de Jaccard) derivat de la matriu de presència/absència de plantes vasculars als 14 illots estudiats. Les variables dependents (ARANY i TENEB) són obtingudes de manera anàloga a PLANT. Notau que per a les aranyes hi ha un grau menys de llibertat degut a l'exclusió de l'Illa des Fonoll.

Table 3. ANCOVAs' results. Spiders' results are shown at top and tenebrionid beetles at the bottom. The categorical variable is RATES (presence/absence of Rattus rattus) and the covariable is PLANT. PLANT is the result of multidimensional scaling of the similarity matrix (Jaccard index) obtained from the presence/absence matrix of vascular plants at the 14 studied islets. Dependent variables (ARANY and TENEB) have been obtained by the same procedure (for spiders and tenebrionid beetles). It should be noted that spiders analysis has only 10 degrees of freedom because of the exclusion of Illa des Fonoll.

com la cadena de relacions causa-efecte són molt interessants, però ultrapassen els objectius d'aquest article.

El fet de que els tenebrionids àpters són més sensibles a la presència de rates que les aranyes, malgrat que els dos grups són preses potencials de les rates (Cheylan, 1982; 1988), és interpretat com el resultat d'una capacitat de dispersió diferent, que implica un marc teòric general amb diferències qualitatives. L'arribada de rates (i de qualsevol altre esdeveniment històric clau) implica un trasvalsa-

ment de les condicions ecològiques d'una illa, i incrementa de forma significativa la probabilitat d'extinció dels tenebrionids, i per extensió de les espècies amb baixa capacitat de dispersió. L'arribada de rates implicaria també l'extinció local d'aranyes, però, degut a la capacitat de dispersió elevada de moltes de les espècies d'aranyes, s'espera que la probabilitat de recolonització sigui alta. Contrastant amb això, la probabilitat de recolonització per part d'espècies amb baixa capacitat de dispersió (i dels endemismes en parti-

cular) és gairebé nul·la. La composició faunística d'espècies endèmiques als illots de Cabrera s'ha d'interpretar com el resultat de successives extincions d'un stock inicial més ric degudes als efectes que han tingut successius esdeveniments catastròfics al llarg de la història (concretament, als esdeveniments des de la darrera glaciació ja que aquesta implica una davallada del nivell de la mar, la connexió dels illots amb l'illa principal i una homogeneització faunística).

Un fet relacionat amb aquest punt ha estat posat de manifest per Palmer i Pons (1996a), els quals descriuen l'efecte significatiu de la presència de rates sobre el nombre d'espècies de tenebrionids endèmics d'illots (aquí s'analitza no el nombre total sinó la composició faunística concreta). A més a més, Palmer i Pons (1996a) descriuen i interpreten un altre fet: sembla ben contrastat que les rates poden arribar (dispersió activa) a illots situats a menys d'uns 300 metres de la costa (Cheylan, 1986). Per a les Balears en general, els illots propers presenten de fet una major freqüència de presència de rates, però el que demostren Palmer i Pons (1996a) és que certs illots propers a la costa (a menys de 300 m) i actualment sense rates (vgr., es Pantaleu), presenten composicions faunístiques pròpies d'illes amb rates. Aquest fet s'interpreta per colonitzacions no existoses de rates. El llinard de 300 m sembla idoni per als illots de les Balears en general, però podria ser menor per als illots de Cabrera. Degut a l'efecte filtre que té l'illa principal (la densitat de població de rates és elevada a les rodalies del port de Cabrera però baixa a la resta de possibles punts de partida de migracions cap als illots, possiblement degut a la presència d'un depredador eficaç, la geneta (*G. genetta*) (Alcover, 1993), s'espera que el número de migrants sigui menor, i, d'acord amb MacArthur i Wilson (1967), la probabilitat de migració exitosa cap als illots dels voltants sigui més petita. El marc teòric de les extincions selectives proposat aquí és també d'aplicació, però més enllà d'implicacions teòriques, aquest cas s'hauria de tenir-se en comp-

te a l'hora de dissenyar la gestió mediambiental de casos semblants: no és gaire factible recuperar la fauna endèmica original (abans de la invasió de les rates) als illots situats prop de la costa. De fet, a aquests illots és possible que la fauna endèmica actual hagi sofert importants depauperacions al llarg de la seva història. A més a més, fins i tot eliminant les rates a aquests illots és molt probable que hagi noves recolonitzacions. Sembla més prudent dirigir els esforços a detectar ràpidament colonitzacions d'espècies alienes als illots més allunyats i actuar amb contundència en aquests casos. També s'ha d'indicar que les consideracions teòriques repetides al llarg d'aquest article desaconsellen les introduccions d'espècies endèmiques (i en general d'espècies males dispersores) entre illes o illots del mateix arxipèlag, ja que cada població local pot ser genèticament independent. Així, Petitpierre *et al.* (1997), per al cas del Ferreret (*Alytes muletensis*), suggereixen que les introduccions en poblacions distintes de les originals es tendrien que limitar a casos extrems.

Les dades presentades i analitzades en aquest treball posen de manifest la importància de conèixer els esdeveniments històrics a l'hora d'interpretar la composició faunística d'illes o de prendre mesures de gestió mediambiental. Aquests esdeveniments poden ser crítics quan es veuen involucrades espècies endèmiques de baixa capacitat de dispersió i haurien de ser tinguts en compte a l'hora de dissenyar programes de conservació.

Agraïments

Hem de donar les gràcies al Parc Nacional de Cabrera i especialment als guardes per l'ajuda rebuda en tot moment durant les periòdiques visites als diferents illots de Cabrera. Part de les dades d'aquest article han estat obtingudes gràcies al projecte d'investigació "Estudio de la fauna endèmica y singular del archipiélago de Cabrera" finançat per l'Icna. Hem d'agrair també els comentaris

crítics de J.A. Alcover que sens dubte han estat de gran ajuda i han millorat el manuscrit original, així com a A.M. Traveset per permetre-nos utilitzar el programa SYSTAT.

Bibliografia

- Alcover, J. A. 1979. *Els mamífers de les Balears*. Ed Moll, 190 pp. Palma de Mallorca.
- Alcover, J. A. 1993. Els mamífers: un repte de biologia de la conservació. In: Alcover, J. O.A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 457-471.
- Alcover, J. A., Moyà-Solà, S. i Pons-Moyà, J. 1981. *Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats Fòssils del Plio-Quaternari de les Balears*. *Mon. Cient. Ed. Moll*, 1: 1-260. Palma de Mallorca.
- Altaba, C. R. 1993. Els caragols i llimacs terrestres (Mollusca: Gastropoda). In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 409-426.
- Attenborough, D. 1984. *El Planeta viviente*. Salvat Ed., Barcelona. 319 pp.
- Baroni-Urbani, C. 1980. A statistical table for the degree of coexistence between two species. *Oecologia (Berl.)*, 44: 287-289.
- Bellés, X. 1996. *Entendre la biodiversitat*. Edicions La Magrana, Barcelona. 164 pp.
- Bibiloni, G., Alomar, G. i Rita, J. 1993. Flora vascular dels illots i addicions a la flora de Cabrera Gran. In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 179-206.
- Birks, H. J. B. 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Ann. Zool. Fennici*, 24: 165-178.
- Cheylan, G. 1982. *Les adaptations ecologiques et morphologiques de Rattus rattus à divers environnements insulaires méditerranéens: étude d'un cas d'évolution rapide*. Académie de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 66 pp.
- Cheylan, G. 1986. *Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution de populations méditerranéennes de Rattus rattus (L.)*. Discussion des modèles de speciation. Académie de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 94 pp.
- Cheylan, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Ecol.*, 19: 417-426.
- Cuerda, J. 1993. Nota sobre el Quaternari. In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 117-130.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley ed., New York.
- Finston, T. L. i Peck, S. B. 1995. Population structure and gene flow in *Stomion*: a species swarm of flightless beetles of the Galápagos Islands. *Heredity*, 75: 390-397.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row Publ., New York. 654 pp.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* 44: 223-270.
- Juan, C., Ibrahim, M. K., Oromí, P. i Hewitt, G. 1996. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of *Pimelia* darkling beetles on the island of Tenerife (Canary Islands). *Heredity*, 77: 589-598.
- Lomolino, M. V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions?. *J. Biogeogr.*, 23: 699-703.
- Lugo, A. E. 1988. Estimating reduction in the diversity of tropical forest species. In: Wilson, E.O. (ed.), "*Biodiversity*". Nat. Acad. Press, Washington D.C.
- MacArthur, R. H. i Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.

- Manly, B. F. J. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology*, 76: 1109-1115.
- Oromí, P. 1982. Los tenebriónidos de las islas Canarias. *Instituto de Estudios Canarios* (50 aniversario). 267-292.
- Palmer, M. 1994. *Aspectes biogeogràfics dels Tenebrionidae de les Illes Balears*. Tesis Doctoral (inèdita), Univ. Illes Balears, 261 pp.
- Palmer, M. 1998. Taxonomy, Phylogeny and Biogeography of a Species-Group of West-Mediterranean *Tentyria* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Soc. Am. Entomol.* 91: 260-268.
- Palmer, M. i Petitpierre, E. 1993. Els coleòpters de Cabrera: llista faunística i perspectives d'estudi. In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 383-407.
- Palmer, M. i Pons, G. X. 1996a. Diversity in Western Mediterranean islets: effects of rat presence on a beetle guild. *Acta Oecologica*: 17: 297-305.
- Palmer, M. i Pons, G. X. 1996b. Variacions estacionals de l'abundància dels tenebrionids (Coleoptera, Tenebrionidae) de l'illa del Toro (Calvià, Mallorca). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 39: 167-175.
- Palmer, M., Pons, G. X., Cambefort, Y. i Alcover, J. A. en premsa. Historical processes and environmental factors as determinants of inter-islands differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *J. Biogeogr.*
- Petitpierre, E., Juan, C. i Carvajal, A. 1997. Informe sobre el estudio genético de poblaciones exteriores del Ferreret (*Alytes muletensis*). In: Roman, A. i Mayol, J. "La recuperació del Ferreret, *Alytes muletensis*". *Documents tècnics de conservació* II època, núm. 1: 1-80. Palma de Mallorca.
- Pons, G. X. 1993. Estudi preliminar sobre la fauna d'aranèids (Arachnida, Araneae). In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 333-350.
- Pons, G. X., Jaume, D. i Sáez, E. 1993. *Informe final del Proyecto "Estudio de la fauna terrestre endèmica y singular del Parque Nacional marítimo-terrestre del archipièlag de Cabrera"*. (inèdit).
- Pons, G. X. i Palmer, M. 1996. *Fauna endèmica de les Illes Balears*. COPOT - IEB - SHNB. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 5: 1-307. Palma de Mallorca.
- Real, R. i Vargas, J. M. 1996. The probabilistic basis of Jaccard's Índex of similarity. *Syst. Biol.*, 45: 380-385.
- Schoener, T. W. 1991. Extinction and the nature of the metapopulation: a case system. *Acta Oecologica*: 12: 53-75.
- Servera, J. 1993. Generalitats fisiogràfiques. In: Alcover, J. A., Ballesteros, E. i Fornós, J. J. (eds.), "*Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*". CSIC - Edit. Moll, *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 2: 25-32.
- Sokal, R. R. i Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. Freeman & Co., New York.
- Sunyer, J. R. 1997. Les comunitats de Passeriformes hivernants als matollars de Cabrera i a un ullastrar de Mallorca (Illes Balears). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 40: 61-69.
- Vigne, J. D. (ed.) 1997. *Îles, vivre entre ciel et mer*. Muséum National d'Histoire Naturelle. 127 pp. Paris.
- Wiggins, D. A. i Møller, A. P. 1996. Island size, isolation, or interspecific competition? The breeding distribution of the *Parus* guild in the Danish archipelago. *Oecologia*, 111: 255-260.
- Wilkinson, L. 1992. *SYSTAT for Windows*. Version 5 edition. Evanston, Illinois. Systat, Inc., 750 pp.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia (Berl.)*, 50: 296-302.

Observations on the habitat and ecology of the Hispaniolan Solenodon (*Solenodon paradoxus*) in the Dominican Republic

José A. OTTENWALDER

Proyecto Biodiversidad GEF-PNUD/ONAPLAN. Programa de las Naciones para el Desarrollo (PNUD) y Oficina Nacional de Planificación. Apartado 1424, Mirador Sur. Santo Domingo, República Dominicana

Ottenwalder, J.A. 1999. Observations on the habitat and ecology of the Hispaniolan Solenodon (*Solenodon paradoxus*) in the Dominican Republic. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 6 / Mon. Inst. Est. Bal. 66: 123-168. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

The habitat of the Hispaniolan Solenodon (*Solenodon paradoxus*) was investigated in the Dominican Republic in relation to particular environmental parameters (geomorphology, geological structure, soil type, elevation, life zone, vegetation, rainfall, and temperature). Results are discussed in relation to relevant species-environment interactions, particularly habitat preferences and life history patterns of the species. Comparisons on the habitat, ecology and life history are made between *S. paradoxus* and the Cuban Solenodon (*S. cubanus*), the only other living member of the genus.

Keywords: Solenodon, Caribbean, Antilles, Ecology, Conservation Biology.

Observaciones sobre el hábitat y ecología del Solenodon de la Hispaniola (*Solenodon paradoxus*) en la República Dominicana.

El hábitat del Solenodon de la Hispaniola (*Solenodon paradoxus*) fue estudiado en la República Dominicana en relación a una serie de parámetros ambientales (geomorfología, estructura geológica, tipo de suelo, elevación, zona de vida, formación vegetal, precipitación, y temperatura). Las relaciones especie-hábitat son analizadas usando un modelo empírico descriptivo. Las observaciones sobre interacciones especie-medio ambiente resultantes son discutidas particularmente en relación a preferencias aparentes de hábitat y a los patrones de historia natural de la especie. Se ofrecen comparaciones entre el hábitat, ecología y patrones de historia natural de *S. paradoxus* y el Solenodon Cubano (*S. cubanus*), el único otro miembro viviente del género.

Palabras clave: *Solenodon*, Caribe, Antillas, Ecología, Biología de la Conservación.

Observacions sobre l'ecologia i l'hàbitat del Solenodon de la Hispaniola (*Solenodon paradoxus*) a la República Dominicana.

Es va estudiar l'hàbitat del Solenodon de la Hispaniola (*Solenodon paradoxus*) a la República Dominicana en relació a tota una sèrie de paràmetres ambientals

(geomorfologia, estructura geològica, tipus de sòl, elevació, zona de vida, formació vegetal, precipitació i temperatura). S'analitzen les relacions espècie-hàbitat mitjançant un model descriptiu empíric. Es discuteixen les observacions sobre les interaccions espècie-ambient resultants particularment en relació a preferències aparents d'hàbitat i als patrons d'història natural de l'espècie. S'ofereixen comparacions entre l'hàbitat, l'ecologia i els patrons d'història natural del *S. paradoxus* i del *Solenodon cubà* (*Solenodon cubanus*), l'única altra espècie vivent del gènere.

Paraules clau: *Solenodon*, Carib, Antilles, Ecologia, Biologia de la Conservació.

Introduction

The Greater Antillean insectivores constitute the oldest assemblage among the known mammal fauna of the West Indies (MacPhee and Grimaldi, 1996; Hedges, 1996). The group once reached an extensive radiation in the region, that have been compared to that of the tenrecoid insectivores on the island of Madagascar (Patterson, 1962; Morgan et al., 1980; Eisenberg and Gonzalez, 1985), and their members are present in the recent fossil record of Cuba, Hispaniola, Puerto Rico and the Cayman Islands. Their radiation in the region includes two recognized families, Nesophontidae and Solenodontidae (Wilson and Reeder, 1993). The former comprises several extinct forms in a single genus, *Nesophontes*, and was the most widely distributed. The Solenodontidae contains four species in one genus, *Solenodon*, the only extant member of the Insectivora in the region, and perhaps the most peculiar of all West Indian mammalian genera. Two are extinct, *S. marcanoi* from Hispaniola and the much larger *S. arredondo* from Cuba (Patterson, 1962; Ottenwalder, 1991; Morgan and Ottenwalder, 1993), whereas two living species, *S. cubanus* in Cuba and *S. paradoxus* in Hispaniola, are represented by relictual populations in Cuba, Dominican Republic and Haiti. Both species were apparently widely distributed in Cuba and Hispaniola during the Pleistocene and precolumbian Holocene. Today, the Cuban and Hispaniolan solenodons are critically endangered (IUCN, 1996; Ottenwalder, 1985, 1991), and have been included among the

mammalian species with higher priorities for needed action to prevent their extinction (Thornback, 1983). They are permanently protected by law in the Dominican Republic and Cuba.

Little is known about the natural history and ecology of these two species, because of their rarity and secretive habits. First described by Brandt (1833), our present knowledge of the biology of *S. paradoxus* is still scanty. Published information about the habitat and distribution of *S. paradoxus* generally follows Miller (1929b) and Allen (1942), in describing these as "areas of stony forest" in the northeastern portion of the Dominican Republic (Westermann, 1953; Hall and Kelson, 1959; Pena, 1977; Hall 1981). Perhaps the most meaningful interpretation of the habitat of *S. paradoxus* from earlier reports is probably given by Findley (1967): "caves, burrows, and hollow trees, in rocky, wooded, hilly country". Similar data on the Cuban solenodon is equally scanty. Other than a paper by Eisenberg and González (1985) providing useful observations on the habitat and ecology of *S. cubanus*, from one mountainous site west of Baracoa in eastern Cuba, little information is available in the published literature.

The observations presented in this paper are part of broader studies conducted over a series of years on the systematics, ecology, and conservation biology of the genus *Solenodon* (Ottenwalder, 1985, 1991; Woods and Ottenwalder, 1992; Morgan and Ottenwalder, 1993; Ottenwalder and Woods, ms.; Ottenwalder and Rupp, ms; unpublished data). Furthermore, since no undisturbed

populations could be located, no reliable estimates of natural densities are available to allow for correlation of relative abundance to particular habitat characteristics, and no attempt is made to claim definition of optimal and marginal habitats, but an approximation. The complexity of the habitat is important as a comprehensive environmental parameter in ecological studies but is difficult to reduce to a simplified meaningful index. Therefore, it is important to point out that for the purposes of this paper, species-habitat relationships are analyzed and discussed following a descriptive empirical approach. A more detailed paper, providing a larger sample size of sites and data sets as well as statistical testing of the findings, conclusions and speculations and their proposed implications as presented here, is under preparation.

The primary objective of this paper is to provide general information otherwise unavailable on the habitat and ecology of the Hispaniolan *Solenodon*, an insular endemic becoming increasingly endangered by development activities in the Dominican Republic, and on the brink of extinction in Haiti. Additional objectives are, to identify which habitat characteristics and environmental conditions seem more favorable considering morphological and ecological adaptations of Hispaniolan and Cuban *Solenodons*, and, to discuss ecological species-environment interactions and their implications to the natural history patterns, and expected responses to environmental constraints of their natural habitats.

Methods

The study of the habitat of *Solenodon* was primarily conducted on localities supporting extant populations throughout the Dominican Republic. Selection of these sites is supported by specimens, and direct observations of animals and/or their borrows and foraging tracks. Also included, although discussed separately, are localities where we

obtained reliable reports with substantial evidence of their presence of *Solenodons* sighted, captured, or killed by people or dogs. Localities were identified primarily during countrywide field surveys conducted at irregular intervals since the mid-1970's, to search for extant populations, establish their conservation status and distribution, and gather observations on their ecology and natural history. A few historical localities were also included, when specific sites were accurately described and located from published reports and concluding evidence of the recent or past presence of the animal was unequivocal (e.g., museum specimens). In the later case, sites were included only if present day habitat conditions were not seriously disturbed.

Topographic maps (1:250,000) were used to pinpoint the areas and specific localities studied. Although surveys were concentrated in the areas determined to have high potential, interviews and search efforts were conducted during field trips to any other areas of the country whenever the natural vegetation and topography were appropriate. Areas were surveyed during the day to establish the extent and quality of the habitat and to search for *Solenodon* signs, such as foraging excavations on the soil surface; burrow entrances on the ground, at the base of stumps, fallen trees or crevices in rocks; tracks or trails around the base of rocky outcrops; fecal pellets; and remains of recently dead animals. During the night, direct observations were attempted whenever possible to verify the existence of presumed or persisting populations.

For each locality, we analyzed several sets of geological and ecological parameters. Localities were grouped by geomorphological region, geological structure, soil type, elevation, life zone, vegetation type, rainfall, and temperature. Edaphic factors, particularly soils characteristics, were examined in detail, considering their importance in relation to the food substrate and foraging methods of *Solenodon*. The soil resource inventory adopted is based on RPU's (Resource Production Unit), defined as a load unit sufficiently

homogeneous with respect to agroecological factors of soil, climate, and water resources to be a reliable planning unit for resource policy analysis. It is based on two main components, soil resources and plant life zones. This system provides a hierarchy of classes that can be grouped to permit the most precise predictions possible about responses to management and manipulation (CRIES, 1978). Soil types in *Solenodon* localities were identified using a soil taxonomy map to subgroup level superimposed on a general topographic map (1:500,000).

In addition to data gathered in the field, the following information sources were used in the development of the baseline data for analysis: a) site location and topography: panchromatic photo-maps 1:50,000 and 1:250,000 (U.S. Army Topographic Command, 1966-1970); b) geology and geomorphology: Mapa Geomorfológico, 1:500,000 (OEA, 1967), Mapa Geológico Preliminar, 1:250,000 (OEA, 1967), Bowin (1975); c) soils: Mapa de Asociaciones de Suelo, 1:250,000 (OEA, 1967), Soil Survey Staff (1975), CRIES (1977), Soil Taxonomy Map, 1:500,000 (Siedra, 1977); d) life zones: Mapa Ecológico (Holdridge classification), 1:250,000 (OEA, 1967); vegetation: Land Use and Vegetation, 1:250,000 (OEA, 1967), Forest Resources Technical Maps, 1:100,000 and 1:200,000 (FAO, 1973); e) temperature and rainfall: Mapa de Isoyetas, 1:500,000 (OEA, 1967), Oficina Nacional de Estadística (1979), Reyna and Paulet (1979); f) database modeling: OEA (1967, 1984), Hartshorn et al. (1981), Conant et al. (1983).

In designing the data sets of environmental parameters, and to standardize the compilation of data from localities throughout the country, we followed the geomorphological classification proposed in OEA (1967), which defines 20 bioregions, 27 subregions, and 132 well defined zones in the Dominican Republic. Under this hierarchical scheme, mountain chains, deposition basins, and coastal lowlands represent by themselves geomorphic regions with their own characteristics. These regions were classified under the

four main physiographical divisions recognized for the Dominican Republic. Regions discussed will be restricted to those that are relevant to localities where *Solenodon* is known to be found (see Study Areas and Field Surveys). Results of the habitat survey are discussed in the following section, in clockwise direction, beginning with the northern division of the country.

Study areas and Field Surveys

The Dominican Republic (Fig. 1) shares with Haiti the island of Hispaniola, the second largest (77,914 km²) of the Greater Antilles. Occupying the eastern portion, the Dominican Republic covers 48,442 km² (approx. two-thirds of the total area of the island), with 1,575 km of coastline and maximum distances of 390 km east-west and approximately 265 km north-south (Hartshorn et al., 1981). Despite its relatively small extension, the physiographic complexity of the Dominican Republic exhibits considerable heterogeneity and variability in local climatic regimes. This allows a variety of life zones and plant communities to exist, ranging from dry thorn scrub to mountain pine forest. The country lies in the subtropical hurricane belt, with geographical coordinates 1736'-1958' N and 6819'-7201' W. Its insularity and relative small area permit a strong marine influence to control the general climatic patterns. The subtropical environments range from extreme aridity in the valleys and coastal areas of the southwestern portion to the pluvial forest in the mountains and the lowlands of the northeast, an area exposed to the northeast trade winds. Annual rainfall is variable, ranging from 500 to 2700 mm, with two regular rainy seasons (April-June and September-November) and one dry season (December-March). Average annual temperature at sea level is 25°C.

The topography of the Dominican Republic is the highest of the Antilles. In marked contrast to the other West Indian islands, much of its physiography is characterized by

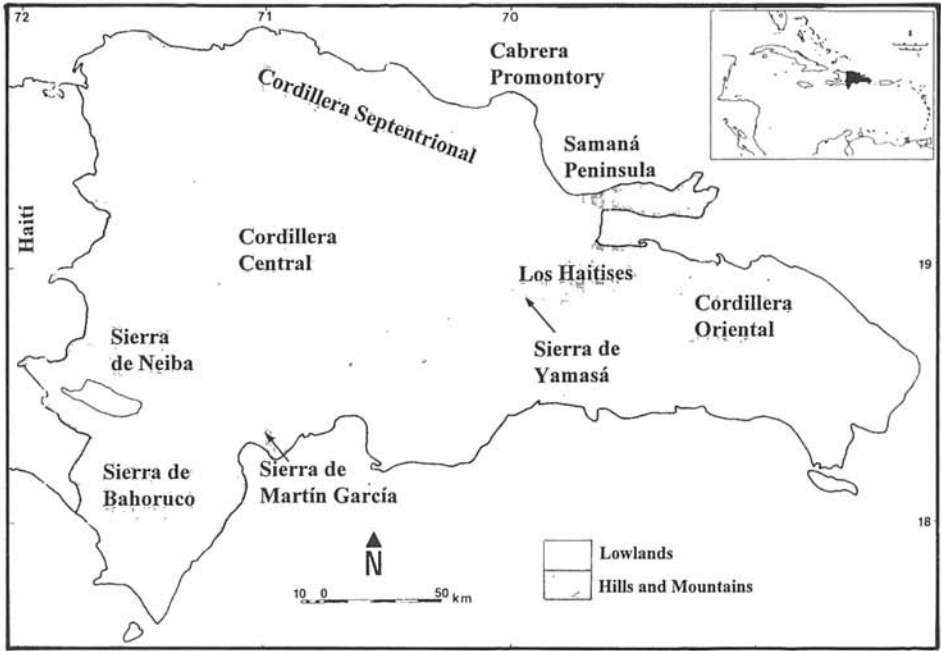


Figure 1. Relevant topographic features of the Dominican Republic. (Shown in inset location of country).

Figura 1. Trets topogràfics rellevants a la República Dominicana. A la casella es mostra la localització del país.

alternating valleys and mountain ranges. The general relief ranges from 35 m below sea level in the Enriquillo Basin to 3087 m above sea level in the Cordillera Central. The coastline of the Dominican Republic varies from sandy beaches to raised coral terraces with undercut cliffs facing the sea, and to steep mountainous slopes disappearing beneath the water. Inland, the terrain varies from wide nearly flat valleys to high rugged mountain ranges. Mountain systems and valleys show a marked parallelism as a result of strong faults and dislocations, a reflection of the island's complex geological history (Bowin, 1975; Draper, 1994, 1996, 1997). Hispaniola is particularly intriguing geologically because of four structural trends that converge upon it: (1) the main axis of the Caribbean island arc;

(2) the southeastern part of the Bahamas; (3) the swell (Nicaragua Rise) extending from Central America to southwestern Hispaniola; and (4) the Beata Ridge

Physiographically, the country is characterized by four major mountain ranges: (a) the Cordillera Septentrional; (b) the Cordillera Central, the Sierra de Yamasá, and the Cordillera Oriental in the same axis; (c) the Sierra de Bahoruco; and (d) the Sierra de Neiba (Fig. 1). These ranges lie in a more or less parallel northwest-southeast trend. The four mountain chain system is intercalated with six main deposition basins and lowlands of which three, the Caribbean Coastal Plain, the South Peninsula of Barahona, and the occidental portion of the Cibao Valley, are the most important for this study.

Northern division

This division comprises the north portion of the country. Except for the Atlantic Coastal Plain, *Solenodon* habitat is found in the following regions of this division; the Promontorio de Cabrera, the Cordillera Septentrional, the Peninsula de Samaná, and in the Valle del Cibao.

A. Cordillera Septentrional (CS)

The northernmost Cordillera Septentrional extends parallel to the Atlantic coast from Montecristi to Nagua, approximately 200 km long and 40 km wide. Exposure to northeasterly tradewinds for more than half of the year causes abundant orographic rainfall over the north flank. The three highest elevations in the Cordillera Septentrional are, the central and eastern sections, Diego de Ocampo (1253 m), Monte Aguacate (1098 m), and Loma Quita Espuela (942 m). Recent specimens are known from Quita Espuela, and reports were obtained from lower elevations (ca. 300 m) north of San Francisco de Macoris. The geology of the Cordillera is characterized by tuffs and sedimentary rocks slightly faulted and folded. Also present are calcareous rocks, and some Miocene, Oligocene, and Eocene shales. A remarkable feature is represented by several highly elevated karst terraces in the central section, and near the coast are at least two hills of peridotite partially serpentized. Also present are hills of rugged terrain formed by tuffs and calcareous rocks, with other volcanic and metamorphic rocks, mainly from the upper Cretaceous. No significant blocks of undisturbed forest remain on this cordillera due to widespread deforestation, although reduced natural forest fragments persist in some areas.

B. Cibao Occidental Valley (COV)

The Cibao Occidental Valley (approx. 110 x 40 km), lies between the Cordillera Septentrional and the Cordillera Central. It is characterized by alluvial deposits and hilly terrain with a slope average of 1.5 m/100 m. *Solenodon* distribution seems restricted to the southern boundaries of the valley, an elonga-

ted rocky zone dominated by hills and plateaus. Actual localities are known from south of the adjacent northern limits of the Cordillera Central in high hills formed by limestone, Miocene conglomerates, and schist. These elevations range from 450 m near Monción to 600 m around San José de las Matas, the best known *Solenodon* areas in the region. There are also historical records of animals captured in the northwesternmost end of the valley, an area of foothills southeast of Montecristi reaching 300-400 m elevation, located between upper Miocene rocks north of the Yaque del Norte River, and the Cordillera Septentrional. The geology of these hills consists of clay schist, limestone, and Miocene conglomerates.

C. Samaná Peninsula (SP)

The Samaná Peninsula (62 x 14 km) is an isolated low mountain range, separated from the Cordillera Septentrional by the alluvial deposits of the Rio Yuna, and one of the wettest areas in the country. Its western portion consists primarily of a Miocene karst limestone platform with maximum elevations of ca. 200-300 m. A limestone and conglomerate mountain ridge with elevations of up to 500 m is found to the south of the platform. The central part shows lower elevations conformed primarily by Cretaceous schists and marble. The northeast and southeast portions of Samaná consist of Cretaceous mountains of marble, that reach elevations of up to 564 m in the hill Laguna Salada. The lower parts usually consist of coastal reef limestone.

D. Promontorio de Cabrera (CP)

The Promontorio de Cabrera is a region of reef limestone characterized by somewhat horizontal strata on karst terrain, with a maximum elevation of 409 m in Loma de los Cocos. It is rectangular-shaped with a total area of 320 km².

Eastern division

The eastern portion of the country includes the regions of Los Haitises, the

Coastal Plain of Miches and Sabana de la Mar, the Cordillera Oriental or Sierra del Seibo, Pie de Monte de la Cordillera Oriental, and the Caribbean Coastal Plain. Relative to the other major divisions, a larger number of *Solenodon* localities were detected in the eastern Dominican Republic, suggesting a more continuous distribution. This spatial pattern is more obvious throughout Los Haitises, Sierra del Seibo, and Pie de Monte de la Cordillera Oriental, which appear separated, although not necessarily isolated, from known existing populations in the Boca de Yuma area. Specimen samples per locality are comparable, ranging from 1 to 4 individuals, and reflect casual collecting.

E. Los Haitises (LH)

Los Haitises is the most striking geological region of the country due to its extensive karst topography (1600 km²) of more than 80 km long. Differential weathering of Oligocene-Miocene limestone have produced the characteristic "cockpit" or Kegelkarst (cone karst) limestone. Maximum elevations are usually from 200 m to 250 m. For the most part, the physiographic structure of the region consists in mature tropical karst, although some lowlands showing advanced karstic erosion can be found in its periphery. In addition to the specimens known from this region, fresh tracks have been found in several localities. The species is well known to the peasants living in the area, and their reports are numerous and consistent.

F. Coastal Plain of Miches and Sabana de la Mar (CPM)

The lowlands of the Coastal Plain of Miches and Sabana de la Mar are primarily lacustrine deposits of non-calcareous clay, including lagoons and marshes. The only records of solenodons in this region have come from areas southeast of Nisibon, which are characterized by coastal reef limestone and apparently more related geologically to Sierra del Seibo. Peasants and farm owners have reported, over a period of time, a number of animals captured during clear-cutting

of the stony forest found at the ecotone of these two habitats.

G. Sierra del Seibo (SS)

Also known as Cordillera Oriental, the Sierra del Seibo (approx. 80 km) is found at the east end of the island. Its geology is characterized by folded and faulted volcanic tuffs, and by other volcanic rocks and limestone, presumably of upper Cretaceous age. Its maximum elevation reaches 879 m. To the east of the mountain ridge the formation is primarily composed of tuffs and other volcanic elements, the west portion of tuffs and limestone, and a third, smaller zone formed mainly by limestone. Some areas of serpentine are present east of El Seibo.

H. Pie de Monte de la Sierra del Seibo (PMSS)

This region extends along the south slopes of Sierra del Seibo for approximately 80 km, and varies from 8 km to 24 km wide. It presents a hilly terrain formed by volcanic tuffs in the higher parts, and some alluvial gravel with emerging tuffs in the valleys. *Solenodon* populations are found in several hills around the El Seibo area.

I. Caribbean Coastal Plain (CCP)

This region extends for approximately 240 km across seven different provinces along the southern coast of the country. *Solenodon* localities, however, are only known from La Altagracia Province in the easternmost portion of this region. The elevation gradient ranges from sea level to 70-100 m in its northern boundaries. At San Rafael de Yuma, the elevation is approximately 54 m. For the most part it is characterized by a series of terraces formed by coastal reef limestone and varies in width from 10 m to 40 m. *Solenodon* habitat remains within the limits of the Parque Nacional del Este, which includes within its boundaries the only undisturbed natural forest of this region.

Central division

This division comprises the massif of the Cordillera Central, its prolongation in the

Sierra de Yamasa, and the intramontane valleys of the Cordillera Central. The dominant feature of this division is its imposing and extensive topography, the highest in the Antilles.

J. Cordillera Central (CC)

The Cordillera Central is the cardinal mountainous system of the Dominican Republic and the whole of Hispaniola, occupying a significant superficial extension on central portion of the island. In addition to the Pico Duarte, the highest elevation in the West Indies (3087m), two additional peaks exceed 3000 m, and 22 others have altitudes over 2000 m. The geology of this mountain range is very complex. *Solenodon* is presumably present in many areas and there are a number of reports of solenodons in the range. Survey coverage was conservative, and most reports still await verification. The fact that only four recent specimens have been detected from the whole region is somewhat unexpected, and extensive surveys are required to locate presumed persisting populations. A number of recent *Solenodon* sites are known from the region. Two of these are of concern to this study. The area of El Mogote is characterized by plutonic igneous rocks, including peridotite partially serpentized. In the lower slopes of Monte Nalga de Maco and foothills near Rio Limpio the dominant structure is represented by volcanic rocks and a metamorphic base. We examined photographs of two additional specimens recently taken in the Cordillera Central between Bonao and La Vega, but since the precise location was not available, it is not included in the analysis. Historically, a large number of specimens originated from the mountains surrounding the La Vega valley area. At present, the valley represents the region of major agricultural development in the country; however, observations made during aerial surveys suggest the possibility that small populations of *Solenodon* might still survive in isolated patches of forest scattered around La Vega.

K. Intramontane Valleys of the Cordillera Central (IVCC)

Four major valleys, Bonao, Altagracia, Constanza, and Jarabacoa, are confined to the elevations of the Cordillera Central. Of these, Jarabacoa (529 m) and Constanza (1190 m), are high mountain valleys. Jarabacoa is of structural, probable faulted origin, filled by deposition and alluvials, while Bonao and Villa Altagracia resulted from rapid erosion of the grano-diorite. In both, the soils are alluvial, with low hills of highly meteorized grano-diorite. There are historical records, including specimens, of the existence of *Solenodon* in the vicinity of the valleys. The natural forests of the slopes surrounding the valleys have been pointed out as the source of historical and recent *Solenodon* reports. No specimens are known to have originated from any of the valleys in recent years. The closest record being the specimen from El Mogote (Cordillera Central region), an elevation between La Vega and Jarabacoa.

L. Sierra de Yamasa (SY)

The Sierra de Yamasa is formed in its highest elevation (ca. 800 m) by volcanic rocks with some diorite, whereas its lower areas are characterized by faulted calcareous rocks with small areas of karst. The hills of this mountain range, which appear as a northeastern extension of the Cordillera Central, were inhabited by *Solenodon* in the past, but no recent records were obtained from this region. The Sierra represents the most important mining region of the country. Its topography and natural vegetation have undergone considerable modifications after decades of extensive open mining operations for ferro-nickel and gold.

Southwest Division

This division includes four major regions, the San Juan Valley and the Sierra de Neiba located north of the Valle de Neiba-Cul de Sac depression (north island), and south of the same depression, the Sierra de Bahoruco and the South Peninsula of Barahona (south

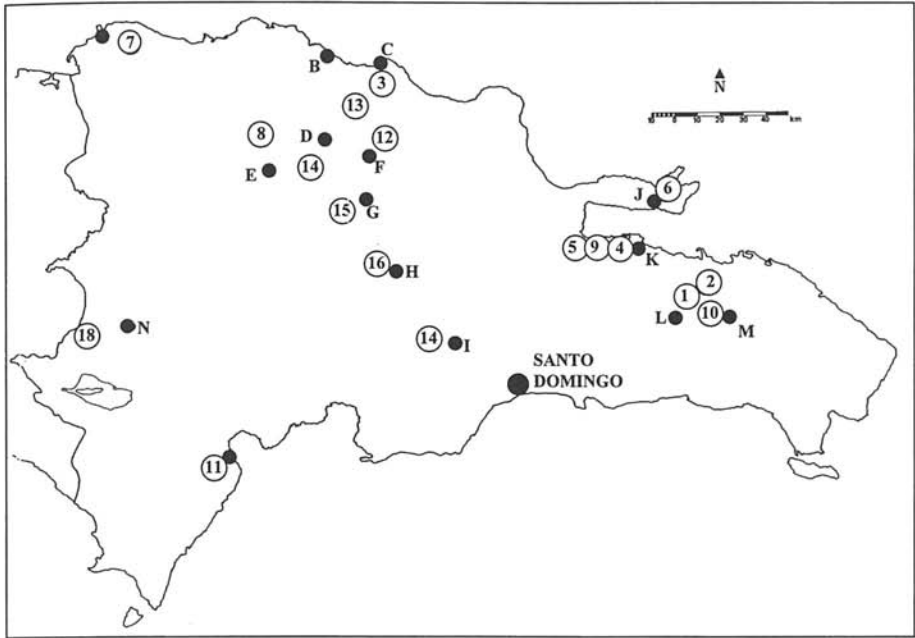


Figure 2. Historical records of *Solenodon* in the Dominican Republic (open circles with numbers - locality name and/or nearest approximation of record and source are given for each site). **Key:** 1= El Cajón (Allen, 1908); 2= La Honda (Allen, 1908); 3= near Sosua (Bridges, 1936); 4= Railroad cave, south coast of Samaná Bay (Miller 1929; indian kitchen middens); 5= Río Naranjo Abajo, south coast of Samaná Bay (Miller 1929; indian kitchen middens); 6= Río San Juan, Samaná Peninsula (Miller 1929; indian kitchen middens); 7= “foothills southeast of Montecristi (Miller 1929; indian kitchen middens); 8= La Cuesta [=Jaiqui Picado], between San Jose de Las Matas and Santiago (Mohr, 1936-38); 9= “neighborhood of Sabana de la Mar (Mohr, 1936-38); 10= “area of El Seibo” (Mohr, 1936-38); 11= “surroundings of Barahona” (Mohr, 1936-38); 12= Moca, Prov. Espaillat (Mohr, 1936-38); 13= Yásica, Prov. Puerto Plata (Mohr, 1936-38); 14= “southwest Sabana, Santiago area” (Wislocki, 1940); 15= “near la Vega” (Allen, 1942); 16= “foothills near Bonao” (E. de los Santos, J.M. Moronta, and other local collectors, pers. comm.); 17= “foothills near Villa Altagracia” (E. de los Santos, J.M. Moronta, and other local collectors, pers. comm.); 18= Rancho La Guardia, Hondo Valle (Patterson, 1962; fossil record, type locality for the extinct *S. marcano*). Major cities and towns in the proximity of historical records are indicated by solid circles. **Key:** A= Montecristi, B= Puerto Plata, C= Sosua, D= Santiago, E= San José de las Matas, F= Moca, G= La Vega, H= Bonao, I= Villa Altagracia, J= Samaná, K= Sabana de la Mar, L= Hato Mayor, M= El Seibo, N= El Cercado, O= Barahona.

Figure 2. Registres històrics de Solenodon a la República Dominicana (cercles oberts amb nombres - per a cada indret es donen el noms de localitat i/o aproximació més propera del registre i la seva font). Clau: 1= El Cajón (Allen, 1908); 2= La Honda (Allen, 1908); 3= aprop de Sosua (Bridges, 1936); 4= Cova a la carretera, costa sud de la Badia de Samaná (Miller, 1929; femers d'indis); 5= Río Naranjo, Abajo, costa sud de la Badia de Samaná (Miller, 1929; femers d'indis); 6= Río San Juan, Samaná Peninsula (Miller, 1929; femers d'indis); 7= coster de colina al sudest de Montecristi (Miller, 1929; femers d'indis); 8= La Cuesta [= Jaiqui

Picado], sentre San José de Las Matas i Santiago (Mohr, 1936-38); 9= proximitats de Sabana de la Mar (Mohr, 1936-38); 10= àrea de El Seibo (Mohr, 1936-38); 11= voltants de Barahona (Mohr, 1936-38); 12= Moca, prov. Espaillat (Mohr, 1936-38); 13= Yásica, Prov. Puerto Plata (Mohr, 1936-38); 14= sudoest de Sabana, àrea de Santiago (Wislocki, 1940). 15= aprop de La Vega (Allen, 1942); 16= coster de colina aprop de Bonao (E. de los Santos, J.M. Moronta, i altres recol·lectors locals, com. pers.); 17= coster de colina aprop de Villa Altigracia (E. de los Santos, J.M. Moronta, i altres recol·lectors locals, com. pers.); 18= Rancho La Guardia, Hondo Valle (Patterson, 1962; registre fòssil, localitat típica de l'extint *S. marcañoi*). Les ciutats principals properes als registres històrics s'indiquen amb cercles sòlids. Clau: A= Montecristi, B= Puerto Plata, C= Sosua, D= Santiago, E= San José de Las Matas, F= Moca, G= La Vega, H= Bonao, I= Villa Altigracia, J= Samaná, K= Sabana de la Mar, L= Hato Mayor, M= El Seibo, N= El Cercado, O= Barahona.

island). Probably because of their remoteness, the latter two might support some of the few remaining undisturbed populations of *Solenodon* in Hispaniola. However, it should be noted that these two regions have been more intensively surveyed.

M. San Juan Valley (SJV)

The San Juan Valley lies between the Cordillera Central and the Sierra de Neiba. Physiographically, it is similar to the Cibao Valley and has an extension of approximately 100 x 200 km. The bottom of the valley is found, in general, at 400-450 m. Volcanic structures and some limestone are found in slopes north of Las Matas de Farfan. Although actual specimens were not examined, consistent reports suggest the existence of small populations in the foothills of the Cordillera Central north of Las Matas de Farfan.

N. Sierra de Neiba (SN)

This region includes some peaks over 2,000 m of elevation. The geology of Hondo Valle, Loma El Hoyazo, and Angel Féliz is characterized by volcanic basaltic flow, sedimentary rocks, and limestone. Shifting agriculture for annual crops and massive replacement of the natural forest for plantations (coffee), has resulted in widespread environmental degradation of the region. This mountain

range includes the type locality of the extinct Hispaniolan solenodontid *Solenodon marcañoi* (Patterson 1962). More frequent reports come from the north slopes of the range. We obtained fewer reports on the opposite side, where *Solenodon* appears to occur associated with remote patches of forest near the ridges.

O. Sierra de Bahoruco (SB)

The Sierra de Bahoruco (approx. 70 x 40 km) is a prominent mountain range, which continues in Haiti as the Massif de La Selle. Three peaks exceed elevations of 2000 m. It is characterized by an irregular geomorphology, with numerous blocks of faults on the north flank and wide marine terraces bordering the Caribbean coast. An ancient fossil lake is located in the elevations of the range, which is primarily formed by folded and faulted Eocene limestone. The underlying parent material in *Solenodon* localities is dominated by limestone with some sedimentary rocks. The species seem well distributed, though scattered, throughout the mountain range where favorable conditions exist, and particularly associated with patches of dense vegetation.

P. South Peninsula of Barahona (SPB)

The South Peninsula of Barahona is essentially a region of coastal reef limestone, formed between the Oligocene and Miocene,

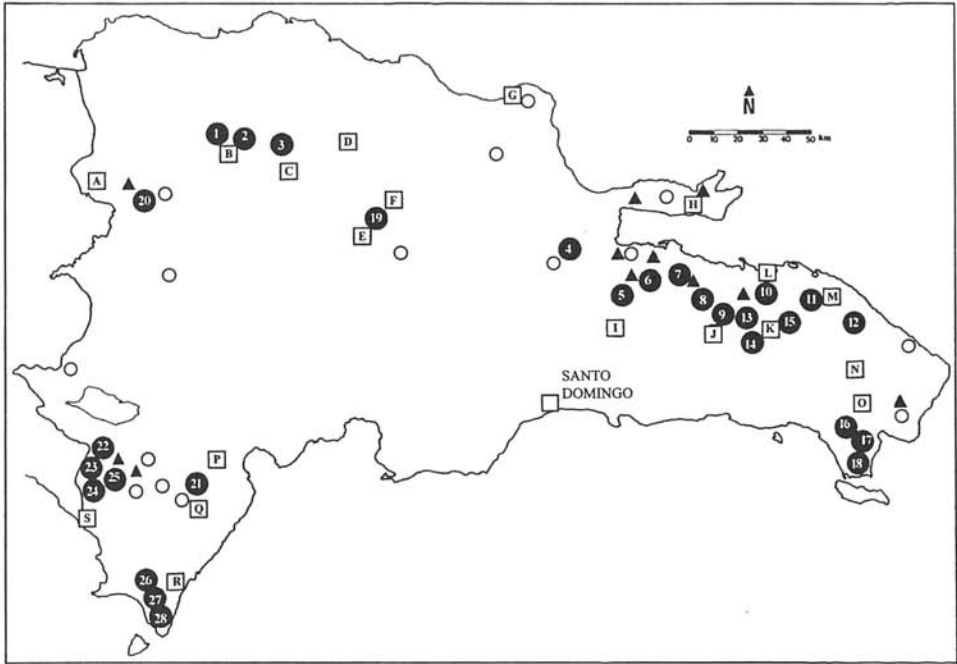


Figure 3. Geographic coverage of *Solenodon* localities sampled in the habitat analysis, indicating localities from where recent specimens were known and examined (**solid circles** - numbers refer to locality names listed in Table 5), localities with confirmed reports of existing populations at the time of the study (**open circles**), and localities where fresh tracks and other evidence were recorded (**solid triangles**). Major cities and towns in the vicinity or general area of study sites (**open squares**): A= Restauración, B= Monción, C= San José de las Matas, D= Santiago, E= Jarabaoca, F= La Vega, G= Río San Juan, H= Samaná, I= Bayaguana, J= Hato Mayor, K= El Seibo, L= Miches, M= Nisibon, N= Higüey, O= San Rafael de Yuma, P= Cabral, Q= Polo, R= Oviedo, S= Pedernales.

Figura 3. Situació geogràfica de les localitats de *Solenodon* mostrejades en l'anàlisi hàbitats, indicant les localitats d'on es coneixen i s'han examinat especimens recents (cercles sòlids - els nombres es refereixen als noms de localitats llistats a la Taula 5), localitats amb registres confirmats de poblacions vivents en el temps d'aquest estudi (cercles buits) i localitats on s'han registrat traces recents i altres evidències (triangles sòlids). Ciutats i pobles principals en la proximitat o àrea general dels indrets d'estudi (quadrats buits): A= Restauración, B= Monción, C= San José de las Matas, D= Santiago, E= Jarabaoca, F= La Vega, G= Río San Juan, H= Samaná, I= Bayaguana, J= Hato Mayor, K= El Seibo, L= Miches, M= Nisibon, N= Higüey, O= San Rafael de Yuma, P= Cabral, Q= Polo, R= Oviedo, S= Pedernales.

characterized by a series of terraces shaped by the waves. An elongated band of low coastal reef limestone extends along most of the eastern coast of the Peninsula east of Oviedo. *Solenodon* sites appear more concentrated in

areas of low hills and plateaux, with a maximum elevation of 200 m. These characteristics describe the dominant topography of the Peninsula, extending south and west of Oviedo.

Table 1. *Solenodon* distribution in Dominican Republic: number of localities visited and specimens examined per region.

Taula 1. Distribució de Solenodon a la República Dominicana: nombres de localitats visitades i especimens examinats per regió.

Major geographical division Geomorphological region	Region code	No. of Localities	No. of Specimens	Other evidence
NORTH				
A. Cordillera Septentrional	CS	2	-	R
B. Cibao Occidental Valley	COV	3	29	R/T
C. Samana Peninsula	SP	3	-	R/T
D. Cabrera Promontory	CP	5	6	R/T
EAST				
E. Los Haitises	LH	4	3	R/T
F. Coastal Plain of Miches	CPM	-	-	R
G. Sierra del Seibo	SS	6	15	R/T
H. Pie de Monte de la Sierra del Seibo	PMSS	3	3	R
I. Caribbean Coastal Plain	CCP	4	4	R/T
CENTRAL				
J. Cordillera Central	CC	3	2	T/R
K. Intramontane Valleys Cordillera Central	IVCC	-	-	R
L. Sierra de Yamasa	SY	-	-	R
SOUTHWEST				
M. San Juan Valley	SJV	1	-	R
N. Sierra de Neiba	SN	1	-	R/T
O. Sierra de Bahoruco	SB	13	16	R/T
P. South Peninsula of Barahona	SPB	4	18	R/T

Other evidence: R -reports, T -tracks

Results

Field surveys results and geographic coverage of sites sampled for habitat analysis are presented both for historical (Fig. 2) and for recent records (Fig. 3). Historical records, all but two general areas identified through interviews with old collectors during our surveys, were obtained from published reports. With few exceptions, these records were not useful for habitat evaluations because of the lack of precision concerning the location of sites. In addition, kitchen middens and cave

fossil material were also among these records, which might possibly involve transportation of specimens as food by Indians and owls. Therefore, historical sites were not included in habitat assessments. A total sample of 53 specific sites, supported by irrefutable evidence of recently extant populations (specimens examined, tracks recorded, and/or reliable reports), were investigated in habitat analysis. The number of sample sites for each environmental parameter weighed varied with data availability.

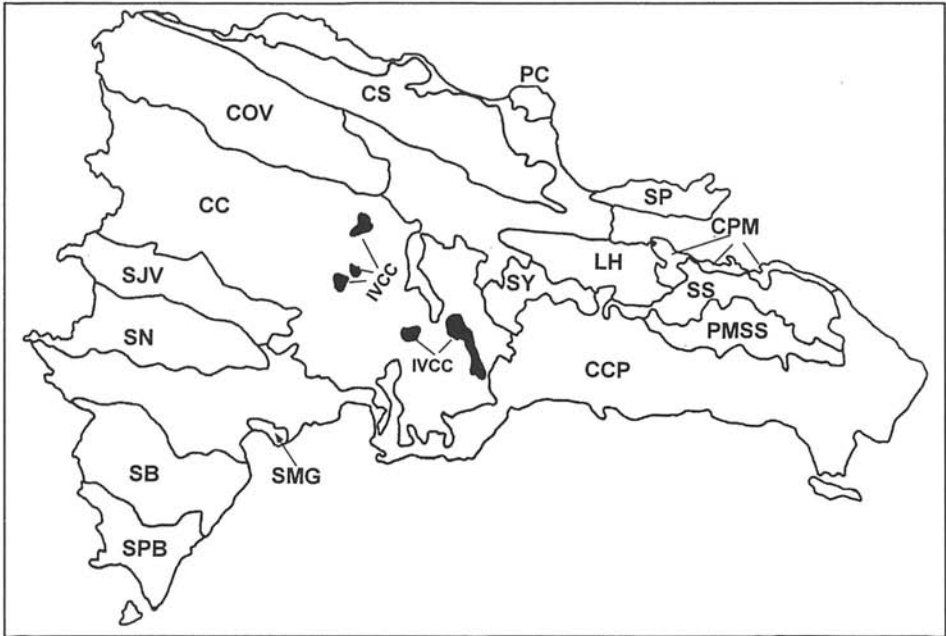


Figure 4. Biogeographic and physiographic regions relevant to *Solenodon* distribution in the Dominican Republic. **Key:** COV= Cibao Occidental Valley; CS= Cordillera Septentrional; CP= Cabrera Promontory; SP= Samaná Peninsula; LH= Los Haitises; CPM= Coastal Plain of Miches and Sabana de la Mar; SS= Sierra del Seibo; PMSS= Pie de Monte de Sierra del Seibo; CCP= Caribbean Coastal Plain; CC= Cordillera Central; IVCC= Intramontane Valleys of the Cordillera Central; SY= Sierra de Yamasá; SJV= San Juan Valley; SN= Sierra de Neiba; SMG= Sierra Martín García; SB= Sierra de Bahoruco; SPB= South Peninsula of Barahona.

Figure 4. Regions biogeogràfiques i fisiogràfiques rellevants per a la distribució de Solenodon a la República Dominicana. Clau: COV= Cibao Occidental Valley; CS= Cordillera Septentrional; CP= Promontori de Cabrera; SP= Península de Samaná; LH= Los Haitises; CPM= Plana Costanera de Miches i Sabana de la Mar; SS= Serra del Seibo; PMSS= Raiguer de la Serra del Seibo; CCP= Plana Costanera del Carib; CC= Serralada Central; IVCC= Valls intramuntanes de la Serralada Central; SY= Serra de Yamasá; SJV= Vall de San Juan; SN= Serra de Neiba; SMG= Serra Martín García; SB= Serra de Bahoruco; SPB= Península meridional de Barahona.

Geomorphology and Geology

The distributional range of the Hispaniolan *Solenodon* appears to be consistently associated with particular geomorphological features. Landform, soil parent material, subsurface structure, topography, soil associations, climatic patterns, and life zones all influence the distribution of *Solenodon*. Geomorphological regions found supporting *Solenodon* populations and habitat are indica-

ted in Figure 4. The distribution of locations, specimen samples, and reports within each physiographic region is shown in Table 1. Geological characteristics of *Solenodon* habitats are summarized in Table 2 (sample of localities from where specimens are known) and Table 3 (sample of localities from where tracks and confirmed reports of the animal were recorded).

Table 2. Geologic features in a sample of *Solenodon* localities (specimen-supported data)
Taula 2. Tres geològics d'una mostra de localitats amb *Solenodon* (documentades sobre especimens).

Geologic structure(a)	Geomorphic region	Number of localities	Percent of total
Limestone, metamorphic volcanic rocks	COV	2	7.1
Acid metamorphic rocks, limestone	COV	1	3.6
Karstic limestone (UT)	LH	3	10.7
Undifferentiated limestone (C), and volcanic rocks	SS	4	14.3
Volcanic tuffs (C), and serpentine	SS, PMSS	5	17.8
Rocks (Q), coastal reef limestone, gradual inland transition to clastic deposits	CCP	3	10.7
Plutonic igneous rocks, peridotite partially serpentinized	CC	1	3.6
Volcanic rocks, metamorphic base	CC	1	3.6
Sedimentary rocks and limestone (LT)	SB	4	14.3
Undifferentiated limestone (UT)	SB	1	3.6
Coastal reef limestone (UT), and sedimentary rocks (E)	SPB	3	10.7

Sources: a - Bowin (1975), OEA (1967). Geologic structure: C - Cretaceous, E - Eocene, Q - Quaternary, T - Tertiary, L - Lower, U - Upper. Geomorphic region: same as Table 1.

Elevation

General topographic features for all physiographical regions relevant to the historical or recent distribution of *Solenodon* are presented in Table 4. Of all 14 regions, only five have maximum elevations over 1000 m, and recent specimens have been obtained in only two. The maximum elevation among the nine remaining regions is 879 m. Recent specimens are known from at least eleven of these regions. Data from 27 site-specific localities from where specimens have originated (Table 5), indicate an estimated average elevation of 271.8 m with a range of 20-800 m. The elevation sample data suggests that the majority of known *Solenodon* populations occur at moderate elevations. This might be related both to the fact that surveys were con-

ducted more frequently below 1000 m, and by the massive human intervention of the natural habitats at mid-elevations, which are more favorable for agriculture. The single most important source of known recent *Solenodon* specimens are of animals that were found dead (killed by dogs or peasants) or alive in the proximity of human settlements. Chances are indeed much higher for the secretive *Solenodon* to be detected, identified and even kept, near human habitation by people aware of the rarity of the animal. Although no specimens from higher elevations were examined, we obtained reliable reports of the presence of solenodons up to 1500 m, and according to some informants, their vertical range might reach 2000 m (Table 6). The lowest elevation at a particular locality was 5 m.

Table 3. Geologic features of *Solenodon* localities (based on reliable reports and tracks)
Taula 3. Trets geològics de localitats amb Solenodon (basades en informes verosímils i traces).

Geologic structure(a)	Geomorphic region	Number of localities	Percent of total
Volcanic rocks, tuffs periodite, serpentine (C)	CS	1	5.5
Karst limestone	SP, LH	4	22.2
Metamorphic limestone	SP	1	5.5
Volcanic tuffs (C)	SS	1	5.5
Coastal reef limestone (Q)	CCD	1	5.5
Volcanic rock, metamorphic base	CC	1	5.5
Volcanic basaltic flow	SN	1	5.5
Sedimentary rocks and limestone (LT)	SN, SB	5	27.8
Undifferentiated limestone (T)	SB	2	11.1
Sedimentary rocks and coastal reef limestone (UT)	SPB	1	5.5

Sources: a - Bowin (1975), OEA (1967). Geologic structure: C - Cretaceous, E - Eocene, Q - Quaternary, T - Tertiary, L - Lower, U - Upper. Geomorphic region: same as Table 1.

Table 4. Topographic features of major physiographical regions.
Taula 4. Trets topogràfics de les principals regions fisiogràfiques.

Geomorphic region	Elevation (m)		Recent specimens
	Average	Maximum	
CS	600	1249	
COV	80	563	*
SP	400	605	
LH	200	485	*
SS	450	879	*
PMCS	-	500	*
CCP	60	138	*
CC	1800	3087	
IMVCC	767	1164	
SY	-	856	
SJV	350	460	
SN	1000	2279	
SB	1100	2367	*
SPB	60	400	*

Geomorphic region: same as in Table 1.

Table 5. Localities from where *Solenodon* specimens examined in the study have been obtained, indicating elevation of collecting site and number of specimens salvaged.

Taula 5. Localitats d'on procedeixen especimens de Solenodon. S'indica l'altitud de l'indret de recollida i el nombre d'especimens obtinguts.

Site Number on map	Region and locality	Estimated elevation (m)	Number of specimens
CIBAO OCCIDENTAL VALLEY (COV)			
1	Loma el Cacique, Moncion	330	1
2	Arroyo de Agua, Moncion	360	4
3	Jaiqui Picado, S.J. Matas	520	24
LOS HAITISES (LH)			
4	5 km S Guaraguao	130	1
5	Hidalgo, Bayaguana	250	1
6	Monte Bonito, El Valle	361	1
SIERRA DEL SEIBO(SS)			
7	Loma El Cabao, El Cabao	100	1
8	Guamira, Hato Mayor	190	2
9	Manchado, Hato Mayor	190	4
10	near head Rio La Piedra, 13 km S. Miches	150-300	4
11	La Cibita, Nisibon	100	1
12	Las Canas, Nisibon	≤100	3
PIE DE MONTE DE SIERRA DEL SEIBO (PMSS)			
13	Magarin, El Seibo	150	1
14	Candelaria, El Seibo	≥100	1
15	Monte near El Seibo	-	1
CARIBBEAN COASTAL PLAIN (CCP)			
16	San Rafael de Yuma	70	1
17	Boca de Yuma	60	1
18	near Punta Caletón Hondo	20	1
CORDILLERA CENTRAL (CC)			
19	El Mogote, La Vega	575	1
20	Pico Nalga de Maco, Río Limpio	≥800	1
SIERRA DE BAORUCO (SB)			
21	Los Naranjos, 4 km SO Cabral	400	1
22	Las Cruces - Aguacate	700	1
23	Mencia, Pedernales	500	5
24	Azucena - Avila, Pedernales	300-420	6
25	Las Mercedes, Cabo Rojo	420	3
SOUTH PENINSULA OF BARAHONA (SPB)			
26	Fondos de Ansamona, Oviedo	≥100	1
27	La Plena, Oviedo	160	4
28	Bucan de Tui-Bucan Isidro	60-80	13

Table 6. Frequency distribution of collected specimens and collecting localities by elevation range.

Taula 6. Freqüència de distribució dels especimens recol·lectats i de les localitats de recol·lecció segons l'altitud.

Elevation range (m)	Specimens collected	Number of localities	
		With specimens	Other evidence
<100	16	4	*
100-200	18	10	*
200-300	7	2	*
300-400	10	4	*
400-500	5	2	*
500-600	30	3	*
600-700	-	-	*
700-800	1	1	*
800-900	1	1	*
900-1000	-	-	*
1000-2000	-	-	*
>2000	-	-	-

Table 7. Soil taxonomy in *Solenodon* localities analyzed

Taula 7. Taxonomia dels sòls a les localitats amb Solenodon analitzades.

ORDER	Soil subgroup (a)	Symbol	No. of localities		
			Total	Spec	Other
INCEPTISOLS	Lithic Eutropepts	ITEg K/LS	6	3	3
	Lithic Eutropepts	ITEs M/LSS	6	2	4
	Lithic Ustropepts	ITUa RH/LSS	5	3	2
	Lithic Ustropepts	ITUs RH/T	4	4	-
	Lithic Dystropepts	ITYf S/T	4	3	1
	Lithic Ustropepts	ITUs M/LSS	3	1	2
	Lithic Dystropepts	ITYs M/RB	2	1	1
	Lithic Dystropepts	ITYs S/RB	1	-	1
	Lithic Eutropepts	ITEs RH/LSS	1	-	1
ENTISOLS	Skeletal Lithic				
	Torriorthents	EOHck UR/LS	7	5	2
	Lithic Udorthents	EOUdk UR/LS	4	3	1
ULTISOLS	Typic Tropudults	UDTa RH/T-ITYf S/T	2	2	-
VERTISOLS	Typic	VUPa L/LS	1	1	-
	Pellusterts				
ARIDISOLS	Typic Camborthids	DOAa RH/LSS	1	1	-

Sources: a - CRIES (1977), USDA (1975).

Note: Spec - Specimens, Other - Other Evidence

Table 8. Features and properties of soils in *Solenodon* localities sampled.
Taula 8. Trets i propietats dels sòls a les localitats amb *Solenodon* mostrejades.

Soil Subgroup	No.	GR	Soil parent material	Slope (%)	Depth to bedrock (m)	Soil texture ^e	Course fragment	Permeability	Reaction/salinity	Water capacity	Flooding risk	Drainage	% Base saturation
DOAa	1	SB	LS, and other C, Si	8-30	0.5-1.0	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Mod-ALK Non-SAL	Low	None	Excess drained	calcareous
RVLSS													
ITYs	1	SP	RB	>30	0.2-0.5	?	Stony	Mod. slow	Strong AC Non-SAL	Very low	None	Well drained	<50
S/RB													
ITYf/Sf	4	SS CC	VT	>30	0.2-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Strong AC Non-SAL	Very low	None	Well drained	<50
ITYs	2	CC	RB, some SE ^d	>30	0.1-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Strong AC Non-SAL	Very low	None	Well drained	<50
M/RB													
ITUs	3	SB	LS* some C, Sd, Sh	>30	0.2-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Excess drained	Calcareous
M/LSS													
EOHck	7	SB	LS coastal reef	3-15	0.1-0.5	Mod. fine	Extremely stony	Slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Excess drained	Calcareous
UR/Ls													
ITUs	4	CC	VT	8-30	0.2-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Med-AC Non-SAL	Low	None	Well drained	>50
RHT													
ITFg	6	PS LH	LS ^b	30->100	0.1-0.5	Mod. fine	Non stony	Mod. slow	Mild-ALK Non-SAL	Very low	None	Excess drained	>50
K/Ls													
ITUa	5	COV SN	LS* some Sh, Sd, T, St	15->30	0.2-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Poorly drained	Calcareous
RH/LSS													
EOUdk	4	CCP	LS: coastal reef	3-15	0.1-0.5	Fine	Extremely stony	slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Excess drained	>50
UR/Ls													
ITEs	6	CN	LS*c	>30	0.1-0.5	Fine	Stony	Mod. slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Well drained	Calcareous
M/LSS													
UDT _a	2	SS	VT	>30	0.2-0.5	Fine	Stony	Mod. slow	Strong AC Non-SAL	Very low	None	Well drained	<50
RHT-													
ITYf/Sf													
VUPa	1	CCP	LS, coastal reef	3-15	0.2-0.5	Fine	Non stony	Slow	Mild ALK Non-SAL	Very low	None	Well drained	>50
L/Ls													
ITEs	1	SP	LS*, other C, SE ^e	8-30	0.2-0.5	Mod. fine	Stony	Mod. slow	Mod-ALK Non-SAL	Very low	None	Well drained	Calcareous
RH/LSS													

Sources: CRIES (1967) DEA (1967), Bowin (1975). Soil Subgroup: symbols as in Table 7. Location: No. - number of localities, GR, - geomorphic Region, same as in Tables 3, 4, and 5. Soil parent material: (C) calcareous rocks; (LS) limestone; (SE) serpentine; (Sd) sandstone; (Sh) shale; (St) schist; (Si) sedimentary rocks; (RB); mixed acid and basic igneous and metamorphic rocks; (T) tuff; (TV) volcanic tuff; b - marble east and north of Samana, also some serpentine; c - with lesser amounts of calcareous sandstone and shale, shist and tuff; d - minor areas of serpentine near Bonao and Cabrera; * - dominant structure. Soil texture: mod-moderately. Permeability: mod-moderately. Reaction/salinity: (ALK) alkaline; (AC) acid; (SAL) saline; mod-moderately; med-medium; strongly-strongly. Soil drainage: excess-excessively.

Table 9. Available temperature and precipitation data in the proximity of *Solenodon* areas.
Taula 9. Dades disponibles de temperatura i precipitació a les proximitats de les àrees amb Solenodon.

Location	Elevation (m)	Years of data	Temperature (°C) ^a					Rainfall (mm) ^a			
			Annual average			Absolute		Annual total rainfall			Rain days/ year
			Mean	Max	Min	Max	Min	Mean	Max	Min	
Hondo valle	890	18	21.2	29.1	13.5	35.0	0.0	2,299.2	4,241.6	1,166.4	147.5
El Cercado	732	22	21.6	27.5	15.8	37.2	6.0	1,069.0	1,603.9	782.0	84.3
Polo	703	27	23.1	30.3	16.0	40.0	5.0	2,269.2	4,241.6	1,166.4	147.5
Restauración	594	30	25.1	31.7	18.7	39.5	7.2	1,890.2	4,469.2	715.9	94.9
Jarabacoa	529	9	22.0	27.8	16.3	36.0	7.0	1,466.1	2,217.3	877.4	132.4
S. J. Matas	523	9	24.1	30.3	18.5	38.8	18.8	1,253.4	1,928.7	750.2	104.1
Moncion	366	39	23.8	29.8	17.8	40.0	8.0	1,268.1	2,026.8	752.9	93.1
El Seibo	107	9	26.7	32.8	20.6	40.6	11.5	1,307.7	1,944.2	647.0	120.6
Higüey	106	8	26.3	30.3	22.3	39.0	13.0	1,328.9	1,877.0	704.1	128.0
Hato Mayor	102	21	26.7	32.8	20.5	39.0	10.4	1,542.0	2,118.6	990.4	97.0
La Vega	100	39	26.3	31.1	21.5	40.5	12.0	1,457.4	2,625.8	728.6	108.3
S. R. Yuma	54	12	27.1	32.3	21.8	38.5	14.0	1,344.3	2,015.3	769.6	152.3
Samaná	7	38	26.5	31.0	21.9	39.2	12.0	2,249.8	-	-	171.7
R. S. Juan	4	21	26.3	38.8	21.8	38.4	15.0	1,684.5	2,355.0	830.7	145.2
Oviedo	3	5	25.4	29.6	21.2	38.8	13.8	855.1	1,040.0	597.1	72.4
Mean			24.8	31.0	19.2	38.7	9.6	1,520.8	2,388.5	796.1	117.1

Source: Reyna y Paulet (1979)

Soils

The Dominican Republic has a great variety of soils. CRIES (1979) has identified 37 soil units, using USDA (Soil Survey Staff, 1975) soil taxonomy denominations. We found 14 soil units or subgroups (Table 7) represented in a sample of 47 *Solenodon* localities (29 with known specimens, plus 18 additional sites based on reports and/or tracks). At the order level, soils from 32 localities and 64.3 percent of all soil subgroups proved to be Inceptisols. Other soil orders represented are, in order of importance,

Entisols, Ultisols, Vertisols, and Aridisols. A data set matrix scrutinizing the 47 localities sampled in relation to soil types, properties, and features is presented in Table 8.

Limestone was the dominant underlying soil parent material in nine (65%) of the 14 subgroups identified. The slope of the terrain is predominantly steep, averaging 25.1 percent, with a range varying from 3 percent in the coastal plain to >100 percent (very steep) in high mountain ranges. Soil depth is consistently shallow, with bedrock close to the surface. Average depth was 0.35 m, with a

Table 10. Frequency distribution of *Solenodon* localities sampled according to life zones.
Taula 10. Distribució de freqüències de les localitats amb *Solenodon* mostrejades segons les zones vitals.

Region	Life zone						
	SDF	(D/M)	SMF	(M/W)	SWF	SLMMF	SLMWF
CS					1		
COV	2	1			1		
SP			3		2		
LH							
SS			2		3		
PMSS			3				
CCP	1	2	4				
CC						1	
SN					2		
SB		1	5	1	1	1	1
SPB		2					
Total percent	7.1	14.3	40.5	2.4	28.6	2.4	4.8

Region: Region names as in Table 1. Life zones: SDF - Subtropical dry forest; D/M - Transition between Subtropical dry to moist forest; SMF - Subtropical wet forest; M/W - Transition between Subtropical moist to wet forest; SWF - Subtropical wet forest; SLMMF - Subtropical lower montane moist forest; SLMWF - Subtropical lower montane dry forest.

range of 0.1 to 1.0 m. Notably, 11 (78%) soil units fall among the lithic (truncated by hard rock, shallow, or intermittent between rock outcrops) subgroups. It is obvious in the field how bare rocks are frequently exposed for extensive areas on the surface, and the soil is usually accumulated in solution holes of varying depths. The texture of the soil is almost invariably moderately fine and in a few cases fine. With the exception of two subgroups, involving seven localities, stoniness was the rule, and coarse fragments were extremely stony in some localities. Permeability is low to moderately slow. The reaction of the soils ranged through varying degrees of acidity and alkalinity, while all soil units are invariable non-saline. The available water capacity is predominately low or very low. Because of the steep topography, rainfall runoff in *Solenodon* areas is fairly rapid and flooding

risk is low in all sites analyzed. With the exception of one subgroup, all soils are considered well to excessively drain.

Temperature

Data from 15 selected meteorological stations, the closest in each area to *Solenodon* localities, are shown in Table 9. Elevation of these stations ranged from 3 to 890 m. Annual average mean recorded temperature varied from 21.2°C at 890 m to 27.1°C at 54 m, with a total mean of 24.8°C. Annual average maximum ranged from 27.5°C to 38.8°C, with a mean temperature for all stations of 31.0°C. The mean of the minimum annual averages in these localities is 19.2°C, with the lowest in Hondo Valle (13.5°C) and the highest in Higüey (27.3°C). An absolute maximum of 40.6°C has been recorded in El Seibo, with a mean of 38.7°C for all stations. Absolute

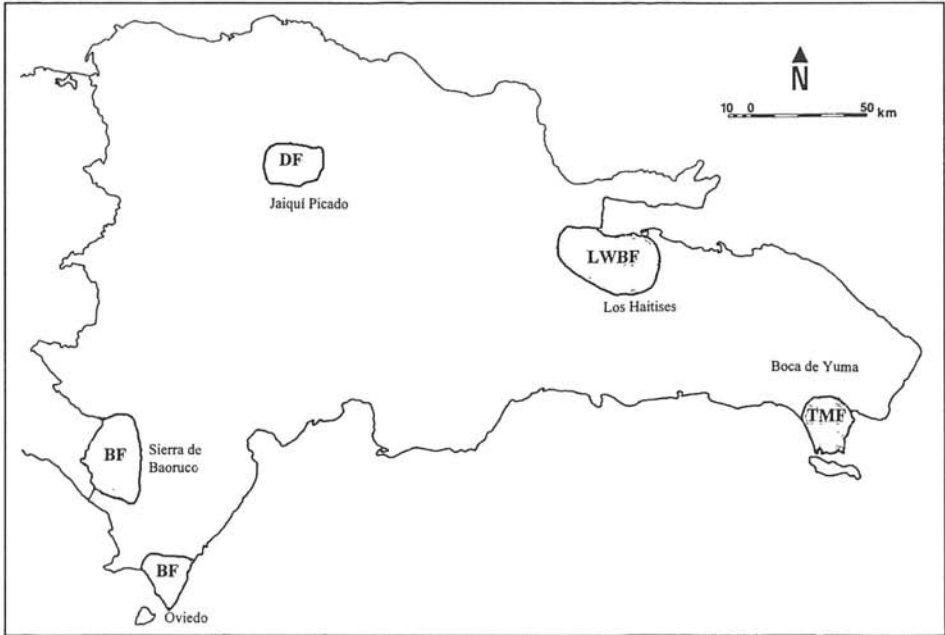


Figure 5. Representative sample of forest types in selected *Solenodon* areas. **Key:** DF= dry forest (Jaiquí Picado, San José de las Matas); BF= *Bursera* forest (Oviedo, Pedernales); TMF= transitional moist forest (Boca de Yuma, Altagracia Prov.); LWBF= Wet broadleaf forest at low elevation (Los Haitises); BF= broadleaf forest formations along an elevational gradient (Sierra de Bahoruco).

Figura 5. Mostra representativa de tipus de boscs a àrees seleccionades amb Solenodon. Clau: DF= Bosc sec (Jaiquí Picado, San José de Las Matas); BF= Bosc de Bursera (Oviedo, Pedernales); TMF= Bosc transicional humit (Boca de Yuma, Prov. Altagracia); LWBF= Bosc humit de fulla ampla a baixes altituds (Los Haitises); BF= Formacions boscoses de fulla ampla al llarg d'un gradient altitudinal (Sierra de Bahoruco).

minimum temperatures varied from zero degrees in Hondo Valle (890 m) to 18.8°C in San Jose de las Matas (523 m), with a mean of 9.6°C.

Precipitation

Rainfall follows a predictable pattern in most localities analyzed (Table 9). Mean annual precipitation records from 15 stations ranged from 2349.8 mm in Samaná (5 m elevation on the northeast coast) to 855.1 mm in Oviedo (3 m elevation on the southwestern

coast), with a total mean of 1520.8 mm. Maximum and minimum annual rainfall records for the localities are respectively 4469.2 mm in Restauración at 594 m (records from Samaná are not available, but are probably higher) and 597.1 mm in Oviedo. Average maximum and minimum annual total rainfall in these stations are 2388.5 mm and 796.1 mm respectively. The number of days with rain per year fluctuated from 171 to 72.4 days. Samaná is the area with most frequent precipitation, while Oviedo has the lowest

Table 11. Frequency of dominant vegetational formations in *Solenodon* localities sampled (n= 25).

Taula 11. Freqüència de les formacions vegetals dominants a les localitats amb Solenodon mostrejades (n= 25).

Number of Locations	Vegetation type
2	Mixed pine-broadleaf
7	Broadleaf, mild-elevation (500-900 m)
10	Broadleaf, lower elevation (0-500 m)
4	Bursera forest
2	Dry forest

periodicity. The mean number of rainy days per year in these localities is about 117.1 days, and only four areas have less than 100 days with rainfall annually: Restauracion (94.9), Hato Mayor (97), Monción (93.1), and Oviedo (72.4).

The clinal distribution of *Solenodon* in Sierra de Bahoruco, across a gradient from Pedernales at the base of the south slopes and Duverge on the north side and at the edge of the desertic Valley of Nieba, appears to be closely associated with the amount of annual rainfall. The isohyet of 750 mm is below the lowest elevation (195 m) at which any specimen of *Solenodon* has been captured on the south slope of Sierra de Bahoruco. At higher elevations, particularly in mountain ridges above 1500 m, the habitat quality decreases (i.e. extremely shallow soils and extreme humidity and temperature), and the cost of survival probably becomes increasingly expensive. On the north slope of Bahoruco, the specimen obtained at the lowest elevation (about 700 m) was found between Aguacate and Puerto Escondido, again above the 750-mm isohyet. In general, the rainfall regime of most *Solenodon* areas is between 1000 mm and 2000 mm with the exception of the localities in the South Peninsula of Barahona, (under 1000 mm).

Life zones

Populations of Hispaniolan solenodon were found utilizing at least five different life zones regions (Table 10), from subtropical dry forest to subtropical lower montane wet forest. About 86 percent of the localities is in transitional moist forest (14.3%), subtropical moist forest (40.5%) and subtropical wet forest (28.6%).

Subtropical dry forest. This is the second most extensive life zone in the Dominican Republic occurring up to 800 m in elevation and corresponds with the distribution of *Solenodon* in the Cibao Occidental Valley. Total annual rainfall is about 500-1000 mm. Characteristic species of this life zone are *Acacia*, *Guaiacum*, *Prosopis*, *Bursera*, *Phyllostillon*, *Plumeria*, *Sabal*, and *Swietenia*. Two of the *Solenodon* areas included in this study, Boca de Yuma in the Caribbean Coastal Plain, and the block of forest south of Oviedo in the South Peninsula of Barahona, are found in large transitional extensions of subtropical dry to moist forest. Small transitional areas of subtropical moist forest occur also on the lower foothills of the Sierra de Bahoruco due to orographic rainfall and slightly cooler temperatures.

Subtropical moist forest. This life zone covers almost half of the country, including areas in the Caribbean Coastal Plain, foothills

of the Cordillera Central below 850 m, and on the low foothills of the Sierra de Bahoruco. Rainfall (mean annual of 1000-2000 mm) generally occurs in two peaks over a 9-month period. The natural vegetation is a well-developed heterogeneous broadleaf forest. Since this life zone is the most suitable for agriculture, including many of the best soils, its extent has been drastically reduced by clearing.

Subtropical wet forest. The subtropical wet forest characterizes many of the *Solenodon* localities, particularly in Sierra del Seibo, Samaná Peninsula, Los Haitises, and the Cordillera Central. The mean annual rainfall is about 2000-4000 mm. The natural vegetation in this life zone is a heterogeneous multispatial forest usually dominated by broadleaf tree species. Pine is dominant on lateritic soils.

Subtropical lower montane moist forest. *Solenodon* localities in this life zone occur at least in Sierra de Bahoruco. Mean annual rainfall is between 1000 mm and 2000 mm, and elevation is usually above 800 m. The natural vegetation is primarily an open pine forest of the only native species, *Pinus occidentalis*.

Subtropical lower montane wet forest. This forest is found in *Solenodon* localities of mid-elevations (>850 m) of the Cordillera Central and Sierra de Bahoruco. The natural vegetation of this life zone is characterized by a complex mixture of broadleaf and pine. Broadleaf vegetation occurs in depressions and lower slopes, grading to pine forests on the ridges and upper slopes.

Vegetation

Broadleaf forests at lower (0-500 m) and mid (500-900 m) elevations were found to represent the most dominant formations in a sample of sites examined for vegetation types (Table 11). Mature forest or communities presumably reaching complete regeneration seem to be preferred by solenodons, although they were observed to persist under varying stages of succession. Man-caused dis-

turbances are no doubt the main source of environmental change and population mortality. Most, if not all, existing *Solenodon* specimens collected and examined during the past 25 years, have originated from areas of marginal agriculture or patchily distributed forest habitat surrounded by intensively exploited countryside. Hurricanes are a major successional force, and their impact has been particularly felt several times in the past by the forest of the South Peninsula of Barahona. In broadleaf-pine forest at higher elevations pine regenerates well following disturbances, particularly fire, but broadleaf is usually dominant on deeper, moister soils.

Representative samples of forest types characteristic of the habitat and ecology of *Solenodon* are discussed below. Descriptions correspond to dominant formations in a given locality or group of localities (Fig. 5).

Dry Forest (Jaiqui Picado, COV). The natural vegetation is a single stratum forest characterized by a dense stand of trees, dense undergrowth, and an abundance of schlerophyll-leafed species. Canopy height is about 7-10 m. Trunks reach a maximum DBH of 25 cm and a length of 2-4 m. Tree species are characterized by slow growth and high density. An list of the most frequent species is given in Table 12. The soil is shallow and rocky, but rich due to the large amount of decaying plant material and soil nutrients as a result of slow decomposition and lower leaching because of reduced rainfall. Mean annual rainfall is 1253.4 mm with 104.1 days of rain per year. The topography at this locality (523 m) is best described as rough and hilly terrain. Limestone formations are common, and fossil reef is evident in many areas. The surrounding lowlands are mostly occupied by an agricultural landscape, and forest habitats in the small elevations are subject to exploitation for wood poles and charcoal.

Bursera Forest (Oviedo, SPB). The Almácigo (*Bursera simaruba*) forest represents a typical forest formation for the Dominican Republic. Ecologically, it is in transition between the dry and the moist

Table 12. Frequent plant species in the dry forest of Jaiqui Picado
Taula 12. Espècies vegetals freqüents al bosc sec de Jaiqui Picado.

Acacia farnesiana
Acacia macracantha
Acacia scleroxyla
Agave brevispina
Amyris balsamifera
Bumelia salicifolia
Bunchosia glandulosa
Bursera simaruba
Capparis ferruginea
Cassia crista
Cassia emarginata
Cassia siamea
Catalpa longissima
Cecropia peltata
Cestrum daphnoides
Chrysophyllum angustifolium
Clusia rosea
Coccoloba diversifolia
Comocladia glabra
Cordia collococca
Croton barahonensis
Cuscuta americana
Eugenia foetida
Euphorbia lactea
Ficus aurea
Guazuma ulmifolia
Heteropteirs laurifolia
Hura crepitans
Krugiodendrom ferreum
Licaria jamaicensis
Mastichodendron foetidissimum
Nectandra coriacea
Piper amalago
Prosopis juliflora
Rauvolfia nitida
Rochefortia acanthophora
Sabal umbraculifera
Serjania polyphylla
Sterculia apetala
Swietenia mahagoni
Tamarindus indica
Tragia volubilis
Zanthosylum flavum

Sources: Pena (1977), Varner (pers. comm.).

Table 13. Most frequent tree species in the *Bursera* forest of Oviedo.Taula 13. Espècies arbòries més freqüents al bosc de *Bursera* d'Oviedo.

Species	Maximum height (m) ^a	No. adult trees/ha dbh > 20 cm) ^b
<i>Bursera simaruba</i>	15	56,3
<i>Mastichodendron foetidissimum</i>	-	13.1
<i>Metopium brownei</i>	-	6.2
<i>Coccoloba diversifolia</i>	12	5.1
<i>Antirhea lucida</i>	13	4.1
<i>Spondias mombin</i>	-	2.9
<i>Piper aduncum</i>	6	2.3
<i>Guaiacum officinale</i>	10	1.6
<i>Manilkara jaimiqui</i>	10	1.6
<i>Buchenavia capitata</i>	-	1.4
<i>Cupania americana</i>	-	0.9
<i>Krugiodendrom ferreum</i>	10	0.8
<i>Acacia scleroxyla</i>	-	0.7
<i>Casearia arborea</i>	15	0.7
<i>Pouteria sapota</i>	-	0.6
<i>Coccoloba uvifera</i>	15	0.5

Sources: a - Adams (1972), Loigier (1973), Moscoso (1943); b - FAO (1973)

forest (FAO 1973). The area described is located between Oviedo and Cabo Beata, where we have found and studied solenodons at several locations since the mid-1970's. The relief of the Peninsula increases gradually to a level of 200 m. The surface of the ground is rocky and stony, and limestone formations are invariably present. The area receives about 870 mm of rainfall annually. *Bursera* has a broad ecological distribution (up to 900 m), from thorn woodland to moist forest. In thorn scrub, growth is limited to a shrub-size height; however, it might reach 15 m with a DBH of 80 cm under more favorable climatic and edaphic conditions. In this vegetational formation, *Bursera* is not only the most frequent species but also the canopy dominant (Table 13), and it is easily distinguished for the emergent wider crowns protruding above

the treetops of other canopy species. Species composition of the different strata of this forest is shown in Table 14. The upper layer (10-14 m) is characterized by tree species of large crowns, dominated by homogeneous stands of *Bursera* or mixed patches with other species. The intermediate layer is dense and reaches a height of about 5-6 m. The transition from the latter to the shrub layer (2-4 m) is not very distinct. This lower level is very dense and entangled with lianas. The density of the ground layer, mostly herbs, depends on the amount of clay available mixed with the rocky soil. Movement through the forest is made difficult by the dense shrubby vegetation. Most of the forest is still intact particularly in the more remote areas towards the coast. Hurricanes are the most important natural disturbances of the *Bursera* forest in the

Table 14. Representative structure of the *Bursera* forest in Oviedo.*Taula 14. Estructura representativa del bosc de Bursera d'Oviedo.*

Layer	Height (m)	Frequent species
UPPER Large crowns	10-14	<i>Bursera simaruba</i> <i>Spondias mombin</i> <i>Mastichodendron foetidissimum</i> <i>Phyllostylon brasiliensis</i> <i>Prunus myrtifolia</i> <i>Prosopis juliflora</i> <i>Manilkara jaimiqui</i> <i>Acacia macracantha</i> <i>Cassia emarginata</i>
INTERMEDIATE dense	5-6	<i>Krugiodendrum ferrem</i> <i>Pera bumelifolia</i> <i>Bunchosia glandulosa</i> <i>Guaiacum officinale</i> <i>Guaiacum sanctum</i> <i>Jatropha gossypifolia</i> <i>Celtis trinervia</i>
SHRUB very dense	2-4	<i>Croton humilis</i> <i>Cissus intermedia</i> <i>Lantana camara</i> <i>Brya ebenus</i> <i>Capparis ferruginea</i> <i>Acacia farnesiana</i>

Barahona Peninsula. About half of the forest was reported seriously affected by a strong hurricane in 1966 (FAO 1973), and strong tropical storms along the south coast were recorded in 1979 and 1980.

Moist Broadleaf Forest (Boca de Yuma, CCP). This large block of moist broadleaf forest of low elevation is the most important forested zone in the east of the Dominican Republic. It is located in the easternmost end of the Caribbean Coastal Plain around the settlement of Boca de Yuma. It extends for about 100,000 ha. without interruptions along the coast, from Cabo Cuerno in the north, to Boca de Chavón near La Romana. The subsoil con-

sists of reef limestone. The topography is monotonous. The terrain increases gradually from the coast, and there are a few low marine terraces, beyond which a maximum elevation of 130 m is reached. In the major blocks of forest, the soil surface is covered by recent fallen leaves, below which a 1-3 cm layer of humus covers the limestone rocks mixed with smaller rocks, gravel, and roots of trees. Fine soil is not found in a continuous layer, and probably few residuals are left from the chemical decomposition of the limestone rocks for the formation of soil. Most of the reddish brown clay formed slipped between the fissures of the rocks, where it is reached by the

Table 15. Most frequent tree species in the moist subtropical forest of Boca de Yuma.
Taula 15. Espècies arbòries més freqüents al bosc subtropical humit de Boca de Yuma.

Species	Maximum height (m) ^a	No. adult trees/ha dbh > 20 cm) ^b
<i>Bursera simaruba</i> 15	12.4	
<i>Coccoloba diversifolia</i>	10	10.4
<i>Cordia</i> sp.	-	10.1
<i>Ficus trigonata</i>	10	9.2
<i>Mastichodendrom foetidissimum</i>	25	9.1
<i>Homalium recemosum</i>	10	5.7
<i>Meliosma hebertii</i>	20	4.8
<i>Acacia scleroxyla</i>	17	4.2
<i>Oxandra laurifolia</i>	-	4.3
<i>Krugiodendrom ferreum</i>	10	3.5
<i>Spondias mombin</i> 20	3.4	
<i>Phyllostylon brasiliensis</i>	15	3.0
<i>Catalpa longissima</i>		
<i>Ateramnus lucidus</i> 10	2.8	
<i>Licaria jamaicensis</i>	20	2.8
<i>Myrcia citrifolia</i>	15	2.0
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	15	2.0

Sources: a - Loigier (1973), Moscoso (1943); b - FAO (1973).

roots. Solenodons are primarily found in areas of depressions, where the larger accumulations of soils are available. These soil deposits are also avidly sought after by peasants for shifting agriculture. Here direct competition between solenodons and man for limiting soil and space resources is more obvious. The water retention capacity of this soil is very low, and rainfall is rapidly lost to the deep subsoil. Annual rainfall varies between 1000 mm and 1300 mm.

Among the most common species in this formation are *Bursera simaruba*, *Spondias mombin*, *Mastichodendrom foetidissimum*, and *Ficus trigonata* (Table 15). Average diameter is 10-30 cm and trees with a DBH over 40 cm are rare. The canopy is very dense with small crowns, and fairly

homogeneous, interrupted only by pure patches of some of the most frequent species, like *Bursera* and the strangler *Ficus*. Average height is between 12 m and 16 m, with a maximum of 20 m. Emergent species are rare except in areas of depressions with greater accumulation of soils, where trees might reach up to 25 m. Below the canopy the space is densely occupied. The surface vegetation, however, only barely covers the soil and herbs, a cactacea and *Zamia* are frequent. Thick roots of trees are frequently observed extending for relatively great distances above the soil surface, probably in response to the limiting soil resources. The "middle layer" is very dense and consists primarily of tree regeneration and many shrubs. The height is about 6-10 m, above which canopy trees protrude.

The average diameter in this lower level ranges from 1-5 cm. Epiphytes are frequent, and lianas are very abundant. between the ground and the canopy. The extent of natural forest cover has been reduced in some areas due to clearing for charcoal, timber and extraction of other forest products, and for conversion to marginal agriculture and grazing.

Wet Broadleaf Forest (Los Haitises, LH). The wet broadleaf forest of lower elevation (up to 500 m) is characteristically well represented in the karstic platform of Los Haitises, the only large remaining extension of this type of forest. It extends from the south coast of Samaná Bay, between Sabana de la Mar and the Rio Barracote, 20 km inland (ca. 40,000 ha). Some areas are still virgin because of their low accessibility and difficult terrain. The subsoil is karst limestone forming a karstic platform. Landform consists of an endless number of hills, similar in elevation, divided from each other by narrow valleys. Hills rise from the valley floor with almost vertical walls of 30-50 m in height. The base platform is about 100 m in from the coast, and then elevation increases for up to 300 m inland. The red clay soils are not too deep in the top of the hills, but there are large accumulations of alluvial material in the valleys. The soil and subsurface are excessively drained, and the runoff is filtered to freatic levels almost immediately. Therefore, only subterranean rivers are known in Los Haitises, being superficial freshwater courses mostly the effect of heavy seasonal rains. The region receives between 1900 and 2100 mm annually, and is among the areas of greatest rainfall in the country. In Los Haitises, tree species are taller (up to 15-20 m), thicker (30-70 cm DBH), and with larger crowns than most other broadleaf forests (FAO 1973). Seventy-five percent of the volume is made up of tree species with more than 30 cm DBH, and 25% is due to tree species with more than 50 cm DBH. The most frequent tree species are listed in Table 16. The structure of this forest is heterogeneous because of differences in site quality, from the base of the valleys to the hilltops. Taller trees are more frequently

found in the flatlands and valleys than on the tops of the hills where soil depth is reduced. Feeding tracks of *Solenodon* could be found where the soil and litter layer is deep enough to support a soil macrofauna. However, tracks are more frequently found in depressions or small valleys where the soil tends to accumulate. Daytime resting burrows are apparently located on higher ground or sloping terrain under dense cover.

Broadleaf forests (Sierra de Bahoruco). Along its vertical distribution on the southwest slopes of the Sierra de Bahoruco, *Solenodon* was found associated with several broadleaf vegetation zones: moist broadleaf forest in low elevation (0-500 m), moist broadleaf in medium elevation (500-900 m), wet broadleaf in high elevations (over 800 m), lower montane wet broadleaf (>1000 m), and mixed broadleaf-pine forest. Ecological factors, including rainfall, temperature, soil, and history of disturbance, are related to this vegetational zonation (Fisher-Meero, 1983).

The subsoil of most of the Sierra de Bahoruco consists of limestone with little resistance to weathering resulting in mountains with a moderate curvature. This mountain range is characterized by frequent deep ravines, cliffs, and plateaus interrupted by steep terraces. The highest elevation is 2367 m near the border with Haiti. Rainfall increases with elevation, and annual precipitation ranges widely from 1000 mm to 2000 mm. Percolation rates are high and the impermeable horizon is almost nonexistent in the higher elevations. Soils are derived from reef limestone, pronouncedly rocky, with shallow depths, and clay texture.

The vegetation is influenced by the intensity of fissures and crevices on the subsurface, where the soils are deposited after being washed by rains. Water and nutrients stored in these fissures are available to plant species with deep root systems. The upper layer consists of gravel and small pieces of weathered limestone mixed with red clay and organic materials contributed by leaf litter. On very steep slopes, water deposits are closer to the surface and more readily accessible to

Table 16. Most frequent tree species in the low elevation wet broadleaf forest of Los Hitises, as indicated by the average number of individuals trees per count, in both flatland and hilltop (mogote) forest (only species with an average count of ≥ 4 individuals are shown).

Taula 16. Espècies arbòries més freqüents al bosc de fulla ampla humid de baixa altitud de Los Hitises, indicat pel nombre promig d'arbres individuals per recompte, tant a les terres baixes com als mogotes (només s'indiquen les espècies amb un promig de 4 o mes individus).

Species	Forest	Mogote
<i>Alchornia latifolia</i>	-	4.67
<i>Allophylus cominia</i>	-	13.33
<i>Ardisia obovata</i>	-	4.17
<i>Artocarpus altilis</i>	4.00	-
<i>Bombacopsis emarginata</i>	-	70.00
<i>Bursera simaruba</i>	-	5.50
<i>Calophyllum brasiliens</i>	-	23.33
<i>Cinnamodendron ekmanii</i>	-	9.33
<i>Cinnamomum grisebachii</i>	5.00	1.00
<i>Clusia minor</i>	-	16.83
<i>Clusia rosea</i>	-	6.17
<i>Coccoloba diversifolia</i>	-	49.67
<i>Comocladia glabra</i>	-	8.33
<i>Dendropanax arboreus</i>	8.50	35.50
<i>Eugenia domingensis</i>	5.00	-
<i>Exothea paniculata</i>	-	4.50
<i>Ficus maxima</i>	-	8.83
<i>Gesneria viridiflor</i>	-	17.50
<i>Guapira fragans</i>	-	5.33
<i>Guarea guidonea</i>	17.00	0.83
<i>Inga laurina</i>	-	5.33
<i>Inga vera</i>	11.00	5.00
<i>Lonchocarpus latifolius</i>	-	26.50
<i>Ocotea coriacea</i>	7.00	176.67
<i>Ocotea leucoxylon</i>	-	4.83
<i>Ocotea membranacea</i>	15.50	4.50
<i>Pavonia fruticosa</i>	5.00	-
<i>Persea americana</i>	5.50	-
<i>Piper jacquemont</i>	60.00	0.83
<i>Piper laetevirid</i>	92.50	-
<i>Pouteria multiflora</i>	-	4.17
<i>Prunus myrtifolia</i>	-	41.17
<i>Pseudolmedia spuria</i>	8.50	23.33
<i>Psychotria pubescens</i>	57.50	5.83
<i>Sideroxylon cubense</i>	-	4.33
<i>Sideroxylon dominguense</i>	-	8.00
<i>Tetrazygia sp.</i>	-	11.33
<i>Tetreastris balsamifer</i>	-	4.67
<i>Trichillia pallida</i>	2.50	8.33
<i>Trophis racemosa</i>	2.50	13.67
<i>Turpinia occidentalis</i>	-	7.00
<i>Urera baccifera</i>	10.00	-
<i>Zanthoxylum martinicensis</i>	4.00	-

Source: Power y Flecker, 1997.

Table 17. Frequent tree species in three vegetational formations of Sierra de Bahoruco.
Taula 17. Espècies arbòries freqüents a tres formacions vegetals de la Serra de Bahoruco.

Species	No. trees/ha.(dbh > 15 cm) ^b		
	MBLE	MBME	WLMB
<i>Carapa guaianensis</i>	-	4.4	3.1
<i>Clusia rosea</i>	0.2	3.1	2.1
<i>Inga vera</i>	0.4	3.1	-
<i>Melia azedarach</i>	-	-	8.3
<i>Prunus occidentalis</i>	-	-	7.0
<i>Cassia grandis</i>	3.8	1.9	-
<i>Bumelia salicifolia</i>	4.4	24.4	-
<i>Eugenia axillaris</i>	13.2	6.2	-
<i>Licaria triandra</i>	1.5	23.7	51.4
<i>Metopium toxiferum</i>	0.5	11.2	-
<i>Nectandra coriacea</i>	10.1	18.1	11.6
<i>Beilschmiedia pendula</i>	-	-	12.0
<i>Bursera sinaruba</i>	55.4	23.7	-
<i>Comocladia glabra</i>	3.1	74.9	-
<i>Didymopanax morototoni</i>	-	-	39.9
<i>Rauvolfia nitida</i>	16.1	5.0	0.1
<i>Spondias mombin</i>	11.2	-	0.1
<i>Coccoloba diversifolia</i>	6.2	15.6	-
<i>Dendropanax arboreus</i>	0.4	2.5	31.1
<i>Sloanea amygdalina</i>	2.0	4.4	28.1
<i>Vitex divaricata</i>	20.8	0.6	-
<i>Zanthoxylum fagara</i>	9.3	23.1	-
<i>Prestoea montana</i>	-	-	12.4
<i>Mastichodendrum foetidissimum</i>	6.4	5.0	-
<i>Phithelocobium bertereanum</i>	5.9	4.4	8.3
<i>Canna sp</i>	9.0	20.6	-
<i>Ficus citrifolia</i>	20.3	5.6	-
<i>Cyrotaenia myriocarpa</i>	-	11.9	-

Sources: a - FAO (1973)

Broadleaf vegetation. Types: MBLE - Moist broadleaf at low elevation (0-500 m); MBME - Moist broadleaf at medium elevation (500-900 m); WLMB - Wet lower montane broadleaf (>800 m).

trees, providing favorable conditions for growth. In all types, the canopy is dense, and this is easily noted from aerial surveys. Frequently, taller trees emerge over the rest with pointed or wide crowns. Canopy height is variable, and this is probably associated with soil characteristics. Size and density of the canopy increase with humidity and the

space between the medium and ground levels is characterized by close vegetation, with many lianas, shrubs, and saplings. This transition is successive, and no stratification is evident. The number of lianas and epiphytes appear to increase in wetter forests. Most frequent tree species of these forest types are shown in Table 17.

Moist broadleaf forest at low elevation (up to 500 m). This type is found in the lowest slopes of the south side, between Las Mercedes and Mencia. Of the whole southwest slope, this is the area from where more *Solenodon* localities and specimens are known. The lowest *Solenodon* site elevation recorded was 195 m in a locality between La Azucena and El Manguito.

Moist broadleaf forests at mid-elevation (from 500-900 m). This type is a transition to the wet forest at high elevations. The height of the trees and the density and size of the canopy, are similar to the forests at lower elevation. However, there are differences in vegetation, diameter of the trunks, and species composition. We found abundant fresh tracks of *Solenodon* in Los Teleses (560 m), a mature forest about 4 km NE from Los Mercedes.

Wet lower montane broadleaf forest. This broadleaf formation is found between 850 m and 2000 m, and its presence is usually associated with deep, humus-rich soils. This formation has been heavily reduced above Los Arroyos. Extensive areas are now converted to pasture, and pine regeneration is more common. Natural patches of pine are also present inside the broadleaf, on the ridges, and upper slopes where the soil is shallower and drier.

Broadleaf-pine forest. There are only a few patches left of pine trees mixed with broadleaf on the higher elevations of the southwest slopes. One of these areas is Pinalito, west of El Acetillar (1370 m). *Solenodons* are still found there, and crossing to the pine-dominated side of this ecotone after heavy rains.

Discussion: Species-Environment interactions

Distribution in relation to habitat

The geological features of localities where recent specimens of *Solenodon* have been found represent a diverse but consistent

morphology. Ranked from the most frequent to the least, the relief in *Solenodon* areas is characterized by rolling and hilly terrain, steep hills, mountains, undulating and rolling plains, and karst topography. In contrast, the species is usually absent on flood plains, fans at the base of mountains, level and undulating plains or swamps (Table 18). *S. cubanus* is present in areas with a similar geomorphology, particularly on slight to deeply dissected mountains (Baracoa, Sierra Maestra, Sierra del Cristal and Sierra del Escambray). Karst topography (cone and "mogote" types) is locally frequent in Sierra Maestra, Sierra del Escambray, and Sierra de los Organos (Atlas de Cuba, 1979).

The parental material associated with the habitat of the Hispaniolan solenodon is primarily limestone and limestone and shale. Mixed acid and basic igneous and metamorphic rocks are the dominant underlying material in localities at high elevations. Tuff is present on most of the Sierra de Neiba and associated foothills. The species is apparently never present in alluvium, lacustrine deposits, or unconsolidated marine structures. Limestone, including karstic and reef formations, is present in eight of eleven geological characterizations, through the different regions, and in 75% of the total number of localities analyzed.

Metamorphic, volcanic or sedimentary rocks are frequently found associated in the same habitat. Where limestone is absent, the localities are characterized by Cretaceous volcanic tuffs, plutonic igneous rocks, and volcanic rock with a metamorphic base. Serpentinized peridotite seems to be usually associated in this later group of localities. The same conclusion can be drawn from the analysis of localities from where only tracks and reports have been recently recorded (Table 3). Limestone is present in seven of eleven geological characterizations involving 77% of the total number of localities. Volcanic (primarily tuffs and basaltic flow), sedimentary and metamorphic rocks were present in the same habitat with limestone, or

Table 18. Landform and soil parental material in habitat selection by *Solenodon*
Taula 18. Formes terrestres i materials edàfics en la selecció d'hàbitat per *Solenodon*.

SOLENODON PRESENT		SOLENODON ABSENT	
LANDFORM			
K	Karst topography	DT	Dissected terrace
M	Mountains	F	Fans at base of mountain
RH	Rolling and hilly terrain	FL	Floodplain
S	Steep hills	L	Level Plain
UR	Ondulating and rolling plain	SW	Swamp
		T	Terraces
PARENTAL MATERIAL			
LS	Limestone	A	Alluvium
LSS	Limestone and shale	LA	Lacustrine alluvium, unconsolidated
RB	Mixed acid and basic igneous	M	Marine, unconsolidated and Metamorphic rocks
T	Tuff		

represented the dominant structure. Once again serpentine was found where volcanic tuff is the main strata. These characteristics are comparable to those described recently by Eisenberg and Gonzalez (1985) from the habitat of *S. cubanus* they studied in the mountains west of Baracoa. The geology of Sierra Maestra and the various mountain ranges between Holguin and Baracoa, including Sierra del Cristal where populations of *S. cubanus* occurred historically and where presumably they are still found (Varona, 1983), is dominated by rocks of the Domingo Belt (Pardo, 1975), characterized by ultrabasic igneous rocks invariably associated with some sediments and metamorphic rocks. This formation is of tectonic origin and includes among other elements grano diorite, and three types of serpentine derived from peridotites, usually associated with metamorphic rocks.

Serpentinized peridotite occurs at many sites in the Dominican Republic, and possibly defines two parallel belts (Bowin, 1975). One belt occurs in the fault zone that parallels the trend of the Cordillera Central, while the second lies along the Cordillera Septentrional, extending from the Puerto Plata region to the Samaná Peninsula. There is also a small occurrence

of serpentinized peridotite between El Seibo and Higüey that appears as an extension of the same north belt. Peridotite has been found in Haiti only in a valley northeast of Saint-Michel de l'Atalaye, and is dissimilar to those found in the Dominican Republic, with the exception of the serpentines that have been reported from western Dominican Republic (Woodring et al., 1924). The Haitian sample is only slightly serpentinized, while those of the Dominican Republic are highly serpentinized. Consequently, it has been suggested that the Haitian and western Dominican Republic occurrences be not related to the other Dominican localities. Also intriguing, is the contrast in the occurrence of serpentinized peridotite between that of Hispaniola and on the adjacent islands of Cuba and Puerto Rico, reported by Mattson (1973). In Hispaniola, peridotite appears more closely associated with faults as tectonic slivers, whereas in Cuba and Puerto Rico these are more elliptical and might be exposed through the erosion of anticlinal uplifts.

The Hispaniolan *Solenodon* appears to occur mainly at elevations below 1000 m. All specimens examined in this study and most reports correspond to localities between 5 to

800 m. *Solenodon* certainly can be found up to 1500 m, above which the numbers decrease with elevation. Since presumably fewer populations are found at higher elevations, chances for the development of locally adapted populations should be higher in isolated insular montane conditions, in relation to those inhabiting the lowlands.

Temperature, moisture, and particularly soil quality among other factors seem potential environmental constraints as elevation increases. Thin, less friable soils usually predominate on the higher mountain slopes, while deeper soils occur at lower altitudes. The elevation of 630 m at the study site of *S. cubanus* in Cerra La Iron recorded by Eisenberg and Gonzalez (1985) is within the altitudinal range found for *S. paradoxus* in the Dominican Republic, though, the denser underfur and longer guard hairs forming a more efficient, insulative coat in the Cuban *Solenodon* suggest that environmental strategies between the two species are apparently not identical.

The Cuban *Solenodon*, with longer claws than *S. paradoxus*, seems more specialized for burrowing and might spend more time below ground than the Hispaniolan species. Over two hundred museum specimens of *S. paradoxus* are known in collections worldwide, contrasting with less than 30 *S. cubanus* worldwide. The chances for finding *S. paradoxus* would be higher if they spend considerably more time on the surface, and this could account for the difference in the number of specimens. It is also possible that population densities of *S. cubanus* are lower than that of *S. paradoxus*.

The Hispaniolan form is known to remain active through the year, and the same might be true for the Cuban species. The differences in rectal temperatures between *S. paradoxus* and *S. cubanus* are slight and might reflect differences in thermoconductance at similar body sizes, perhaps related to the more efficient insulation of *S. cubanus*. Diel variations, recorded from one specimen each were 30.5 - 33.7°C in *S. paradoxus* (Eisenberg and Gould, 1966), and 33.0 - 35.0°C in *S.*

cubanus (J.F. Eisenberg, pers. comm.) which suggest a somewhat narrow range of thermo-neutrality and the ability of both species to maintain a relatively constant body temperature in relation with that of the environment. If linked to low basal rates, these low body temperatures may be an adaptation to reduce heat storage and water exchange (McNab, 1979). Under lab conditions a female *S. paradoxus* maintained an average rectal temperature of 6.4°C above the ambient at the same time that 20 *Echinops telfairi* (ca. 180 g.; Tenrecidae) were torpid with rectal temperatures only 0.6 - 1.6°C above T_a (Eisenberg and Gould, 1966). Extreme ambient temperatures during these experiments ranged from 21.0 to 27.3°C, which compares very closely to the mean annual averages (21.2 - 27.1°C) found in this study for 15 field stations (ranging in elevation from 3 to 890 m) in areas occupied by *S. paradoxus*. However, it has been shown that during the year temperatures in different localities fluctuate from 13.5°C to 38.8°C, with an absolute minimum of 0°C above 900 m at selected localities (Table 9). Extreme surface temperatures are likely buffered by the stable microclimate of the burrow.

Although food habits are not well known, *Solenodon* appears to be a food generalist. Although they feed primarily on soil litter invertebrates (i.e. earthworms, land snails, centipedes, millipedes, insects and arachnids), additional preys include crabs, small amphibians and reptiles, and ground birds. In feeding trials in captivity, they also readily pursue, kill and eat mice. With the exception of species with relative small body size, mammals feeding on soil and litter fauna usually have low body temperatures and a reduced capacity to regulate body temperature at low environmental temperatures (McNab, 1983), possibly because of the periodicity in the availability of soil invertebrates. McNab (1979) has also shown that, basal rates of metabolism are lower than expected in fossorial and burrowing mammals weighing more than 80 g; including those species that spend only part of the time in burrows as in the case

of *Solenodon*. Therefore, both *S. cubanus*, with a body mass close to that of the Hispaniolan form, and *S. paradoxus* (ca. 800 g., N=10 non-captive individuals) should have low basal rates of metabolism. Although the metabolic rates of *Solenodon* have never been studied in the laboratory, the adaptation to low basal rates under the hypoxic hypercapnic conditions of the burrow might be associated to a reduction in gas exchange (Darden, 1972), and to avoid overheating.

Activity patterns, thermoregulation, and the exploitation of an insectivorous food source under the presumed low productivity conditions of their environments seem closely related. We have observed captive animals basking during early hours, and most daylight observations of *S. paradoxus* by peasants have been reported early in the morning or after rains, which suggest the possibility of behavioral thermoregulation, though the facilitation of digestion might also be involved. Cuban solenodons have been also observed sunning themselves (Eisenberg and Gonzalez, 1985). The Cuban *Solenodon* seems to occur primarily at higher elevations, and apparently they have not been found on lowland or dry habitats comparable to those described for *S. paradoxus* in this study. This lead to the possibility that ecologically, *S. cubanus* might be more specialized whereas *S. paradoxus* is able to survive under a wider range of conditions. The shorter pelage of the Hispaniolan species, which is known to occur in both mountains and lowlands, might reflect an adaptation, or at least a higher level of tolerance, to drier, warmer environments. Furthermore, the lack of hair on the rump, around the base of the tail and around the anus of both species, probably important for passive heat dissipation, is slightly more pronounced in *S. paradoxus*. Obviously *S. cubanus* also survived the drier conditions that characterized the West Indies during the last glaciation, when arid habitats, (savannas or grasslands) occupied extensive areas of previous forests habitats. As a result of changing climates and sea levels after the Pleistocene, the

present distribution of species that are obligate xerophiles have been found to be of restricted, relictual occurrence (Pregill and Olson, 1981), due to the loss or decrease of dry, prairie-like habitat since the late Pleistocene. At present, the distribution of dry habitats in Cuba is reduced, in contrast to the extensive xeric areas that are still found in the Dominican Republic today. Only five areas receive less than 1000 mm of rain every year in all of Cuba, four of which are coastal. Schubert and Medina (1982) have presented data suggesting that the glacial average temperature gradient in the Dominican Republic was higher than today, possibly greater than -1°C per 100 m elevation, hence suggesting a drier climate than today. At present, the mean average annual rainfall along the distribution of *S. paradoxus* in the Dominican Republic is about 1500 mm, though the minimum annual in their habitats appears to be close to 800 mm. The harsher moisture conditions presumably occur in Oviedo, (annual mean of 855.1 mm) where amounts of rainfall as low as 597.1 mm have been recorded.

Habitat Selection

Habitat selection in *Solenodon* seem closely associated to certain edaphic conditions, and further interrelations of the soil with other characteristics of the physical and biotic environment of their habitats (Table 19). Altitude, moisture, topography, forest cover and substrate features combined appear to influence the geographical distribution of *S. paradoxus*, although soils and vegetation cover seem to be primary limiting factors. These two factors seem to further influence, more than any other, the physiological ecology, distribution and abundance of food resources, and presumably the population structure and dynamics of *Solenodon*. The soils found in the habitats of the Hispaniolan *Solenodon* are characteristically shallow, stony, erosive, non-saline, well drained, fine textured, with slow permeability, no risk of flooding, and usually on very steep topography.

The advantages of a rough topography seem to be varied, and a number of situations might illustrate apparent preferences in habitat use and selection by *S. paradoxus*. In much of the habitat, the soil is extremely shallow, due to frequent emergence of the bedrock, with intermittent depressions caused by weathering or dissolution of the parental material. The depressions represent storage pools for soil deposition, organic matter and litterfall accumulation and moisture retention. Therefore this litter accumulation provides favorable habitat for a diverse soil fauna, thus food sources are seemingly more concentrated in particular areas. Although feeding tracks of *S. paradoxus* can be found anywhere the soil and litter layers are deep enough to support soil fauna, foraging signs seem more commonly found on depressions, small valleys or ravines, and between hills where soil and litter tend to accumulate. While foraging is mostly done in these depressions, burrows and major tunnels are apparently more frequently found at relatively higher levels (i.e. slopes, around limestone outcrops in the immediate vicinity of the foraging grounds).

Eisenberg and Gonzalez (1985) described extensive networks of tunnels made by *S. cubanus* in habitats with thick leaf litter and humus. They also suggested that the Cuban form spend considerable time foraging beneath the surface, and that above ground foraging is regulated by humidity and ambient temperature. Similar behavior is exhibited by *S. paradoxus*, though limiting temperature and humidity might shift to harsher conditions in dry habitats during extreme seasonal conditions. We have found foraging tunnels converging under the base of a Membrillo (*Prunus* sp.) in the dry transitional moist forest of Oviedo. Because the reduced rainfall and the sclerophyll condition of the leaves, decomposition is slow. We have found litter accumulations up to 50 cm deep in some areas of this forest. In the south side of Sierra de Bahoruco, the steep slopes covered with adult forest above 300 m usually have litter-soil

layer depths greater than 25 cm in places with foraging tracks.

The selection of dry sites for the location of the nest chamber have been observed in the wild and in captivity in *S. paradoxus*, and has been illustrated for *S. cubanus* by Eisenberg and Gonzalez (1985). The requirement for dry sleeping chambers, hence their location under large rock outcrops, trees or stumps, seem related with the consistent reports suggesting that both *S. paradoxus* and *S. cubanus* are more active above the ground after a rain, when presumably they have been observed foraging or sunning themselves. Several reasons might be involved. In burrowing mammals, hypoxia and hypercapnia conditions increase underground after rains or periods of active digging (Arieli, 1978) because gas diffusion rates are influenced by a moisture gradient. For instance, decreased burrowing rates of *Geomys* have been recorded when the soil is frozen or saturated with water (Andersen and MacMahon, 1981). A wet nest chamber would result in the pelage of *Solenodon* becoming wet with an increase in thermoconductance. The higher heat loss might be energetically costly and might explain observations of animals basking themselves after a rain. The selection of relatively higher places (i.e. steep slopes) for the construction of nest chambers might also be associated with the advantage of a faster water runoff in higher areas, therefore preventing flooding situations. A pair of animals kept in captivity in an outdoor enclosure, drowned inside their nest under a large rock after heavy rains, when the water filled the tunnel causing its collapse. In the wild, *S. paradoxus* occur without exceptions in soil types with reduced or no chance of flooding. We have found remains of *S. paradoxus* several times inside non-active burrows, and bones of adult *S. cubanus* were reported found under similar circumstances (J. Eisenberg, pers. comm.). Whether these are cases of mortality due to older age or disease, rather than losses of animals caused by hypothermia or flooding events, is unknown. In

Table 19. Summary of vegetational, climatic and topographical trends associated with particular soil types in *Solenodon* localities sampled.

Taula 19. Resum de les tendències vegetatives, climàtiques i topogràfiques associades amb tipus particulars de sòls a les localitats amb *Solenodon* mostrejades.

Soil type	Typical location	Vegetation type	Mean annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)	Terrain and landform type	Local relief (m)	Elevation range (m)	Agricultural potential
ITEg K/L/S	Los Haitises; Samana Pen.	Mf to Wf (a)	2000-2500 V-mild-ds	25-27	KS: erosional steeper 60%(K)	100	100-400	very low
ITEs M/L/S	Sierra Neiba; Sierra Baoruco	Wf-m in cloud zone (b)	2000-2500 mild-ds	15-22>1200 m 20-25<1200 m	MT: slopes steeper 30%	300-600	100-2000	very low
ITUa RH/L/S	S.J. Matas; P. Samana; Cercado, Moncion	Df, Mf (c)	1000-2000 (g) distinct(1-3)ds	22-25	HL + VY: erosional	50-300	100-1000	mod. low
ITUs RH/T	Sierra Seibo	Mf	1200-1600 distinct-ds	26-27	UD + VY: erosional	50-150	100-400	moderate
ITYf S/T	high elevations thru the country	Mf, Wf, Rf, and Prm	2000-2300 V-mild-ds	24-26	HL: steep erosional	50-300	100-700	very low
ITUs M/L/S	high elevations thru the country	Mf, Wf, Rf, and Prm	900-1300 distinct-ds	20-25	MT: slopes steeper 30%	300-600	200-1200	very low
ITYs M/R/B	high elevations thru the country	Mf, Wf, Rf and Prm	1800-2500 mild-ds	15-22>1200 m 20-25<1200 m	MT: slopes steeper 30%	300-800	300- >2000	very low
ITYs S/R/B	high elevations thru the country	Mf, Wf, Rf, and Prm	1800-2400 mild-ds	25-27	HL: steep erosional	200-300	100-600	very low
ITEs RH/L/S	Samana, Cabrera	Mf, Wf(d)	2000-2500 mild (1-3)-ds(h)	22-25	HL + VY: (l) erosional	50-200	20-500	low
EOHck UR/L/S	Oviedo; lower south slope S. Baoruco	Df to Mf(e)	600-1000 erratic (i)	25-28	CP: reef (m)	10-100	5-300	unsuited
EOUdk UR/L/S	Boca Yuma	Df to Mf	1000-1400 distinct-ds	26-27	CP: reef (m)	5-40	5-150	very low
UDTa RH/T- ITYf S/T	NE coast S of Miches	Mf with Wf at higher elev.	2000-2200 V-mild-ds	25-26	HL erosional	20-100	50-300	low
DOAa RH/L/S	lower slopes N side S. Baoruco	Mf, Wf, Rf(f)	400-900 (j) 1 or 2 max.	26-28	HL erosional	50-300	200-1000	very low

Sources: CRIES (1977). Vegetation types: D - dry, M - moist, W - wet, R - rainforest, Prm - premontane, m - montane, f forest; a - Wet broadleaf evergreen forest, unique floristic composition; similar to other Antillean Kegekars forest; b - Wet montane forest in cloud zone (broadleaf, Mora, palms, somewhat more epiphytes than the merely moist montane forest, but other similar in vegetational composition); c - Mois forest, most of which now represented by secondary growth, d - Nonseasonal broadleaf moist forest in lower areas; wet forest on higher slopes; endemicity of herbaceous plants; e - Mainly Bursera, but also present legumes such as Acacia, Brya and Calliandra; rubiads as Guettarda and Psychotria; euphorbs as Croton, Jatropha, and Phyllanthos, also Phyllostillon, Tabebuia and Prosopis, f - Broadleaf forest ranging from true rain forest, throughout wet forest (tre fens, and occasional Prestioea palms) to moist forest.

Precipitation (Seasonality): distinct-ds: with distinct first-quarter dry season; mild-ds: with mild first-quarter dry season; V-mild-ds: with very mild first-quarter dry season; g - distinct first-quarter dry season, with additional third-quarter dry season; h - mild first or third-quarter dry season; i - with erratic distribution of rains; j - with one or two maxima in the May throughout October period. Terrain and landform type: CP - Coastal plain, HL - Hill, MT - Mountain, UD - Upland, VY mAlley, k - karst with narrow ridges, about 20 sinks/km², and erosional slopes, l - erosional hills with remnants of coral reef near Cabrera and Samana, m - coastal plain apparently slightly from original coastal reef.

small burrowing mammals, mortality caused by extreme weather conditions have been documented elsewhere (Ingles, 1952; Nevo, 1961; Williams and Baker, 1976).

Above ground activity is also probably associated with the mobility patterns of the soil fauna in response to soil moisture and temperature gradients. Together with soil and vegetation structure, and the chemical factor of base content and pH, microclimatic gradients exert a considerable direct influence on the horizontal and vertical distribution of the soil fauna (Wallwork, 1970). Soil structure, vegetation type and chemical factors are relatively static features of the soil environment, and their effects determine the presence or absence of a species on a particular place. Microclimatic factors are dynamic, with diurnal and seasonal periodicity. Their effects are both qualitative and quantitative, promoting cyclical shifts horizontally and vertically, in the centers of population densities (Wallwork, 1976). Studies done on the vertical distribution, abundance and population dynamics of the macrofauna of the litter substrate by Gonzalez and Herrera (1983b) in the seasonal evergreen forest of Sierra del Rosario, Cuba, have shown that adults and larvae of major invertebrate groups exhibit a great vertical mobility correlating with humidity. Starting from the more superficial layers of the litter, the 99.9 percent of the biomass of the Coleoptera was found within the first 15 cm of soil; the larva being found until 15 cm depth and the adults until 10 cm. With an increase in humidity, both larvae and adults move up, whereas they move to the deeper horizons during the drier months. The movement of this fauna is also affected by soil temperature, which may account for the apparent reduction of surface foraging between December and March by *S. paradoxus* (pers. obser.). Studies in Cuba (González and Herrera, 1983a; González and Mendizabal, 1983) had shown that the greatest abundance and biomass of all stages and the emergence of adults of the Coleoptera from the litter coincides with the rainy season. When availa-

ble, the larvae and adult Coleoptera of the large sized genus *Strategus* seem one of the important items in the diet of *S. paradoxus* in the Dominican Republic. *Strategus oblongus* (adult: 35-58.8 mm; instar 3 larvae: 100 mm) and *S. aenobarbus* (adult: 32.0-38.0 mm) are widely distributed in Hispaniola and all stages, except the eggs, have been found in all months of the year (Ratcliffe, 1976). In Grenada, Lesser Antilles, Tanaka and Tanaka (1983) found that the average wet-season abundance of arthropods was 2.3 times greater, and the wet-season biomass was 3.1 times greater than that for the dry season.

The relative abundance of other apparently important invertebrate groups in the diet of *S. paradoxus* also seems closely associated with the dominant geologic structure in the habitat of *Solenodon*. Snails, millipeds and woodlice use calcium carbonate in relatively massive quantities to strengthen the exoskeleton, and these groups flourish where the parental material is limestone or chalk (Wallwork, 1976). The geological substrate of some beetle groups (e.g., Tenebrionidae) in the Antilles is essentially represented by limestone and effusive igneous rocks, particularly volcanic tuffs (Marcuzzi, 1974).

The shading by the canopy influences the microclimate at the surface of the ground and also determines, to some extent, the type and distribution of the ground flora (Longman and Jenik, 1974). The organic material entering the soil is derived from leaf fall and the decay of logs and branches. Decaying logs and stumps, and debris accumulated in holes provides an important series of microhabitats for the soil fauna, however, Bray and Gorham (1964) have suggested that leaf litter constitutes roughly 70 percent of the total litter. The litter on the forest floor affects the moisture and temperature status, runoff pattern and nutrient content (Garg and Vyas, 1975). The combination of favorable conditions that provide food and living space determine the mosaic distribution of the soil fauna (Walkwork, 1976). A large percent of the tree species in *Solenodon* habitats are evergreen

and shed their leathery leaves throughout the year. However, their leaf-fall remains in a dry and largely undercomposed state during the dry season. The surface litter breaks down as the wet season progresses, presumably in proportion to the amount of rainfall in the different localities, but decomposition rates decrease with increase in elevation due to lower ambient temperatures. Reduced decay rates due to low temperatures are further influenced by the mountain raising effect (Massenerhebung effect). The subtropical insular conditions of Hispaniola and Cuba exhibit lower temperatures at lower elevations than continental habitats. These conditions suggest that *S. paradoxus* is apparently adapted to reduced secondary productivity as have been noted in the habitat of *S. cubanus* by Eisenberg and Gonzalez (1985).

The reduced plant productivity, and the tendency for evergreen, scleromorphic leaves, are probably influenced by the nutrient-poor, low moisture holding, azonal soils of *Solenodon* habitats. As shown in chapter four, these immature soils (mainly Inceptisols and Entisols), although in most cases developed on limestone, are often above ultrabasic rocks of serpentine. The depauperate appearance of the forests of Sierra del Seibo is probably a reflection of the toxicity and deficiency of nutrients of these soil formations. *Solenodon* seems more associated with older, "undisturbed" forest, which are generally considered of lower productivity than younger successions (Mabberley, 1983). Gonzalez and Herrera (1983c), found 32 times more Diplopoda, and two times more soil organisms in a 7-year-old forest plantation of *Hibiscus elatus* than in a seasonal, evergreen old forest. The same study suggested that the mobility of the litter fauna is low and practically constant throughout the year in the forest, whereas soil organisms are more active and mobile in the plantation situation.

Life history patterns

There appears to be no sharp breeding season in *S. paradoxus*, although some evi-

dence suggests that there might be a peak from September to March. If a peak exist, gestation occurs during the driest season, and the young are born either at the onset or during the rainy season, presumably to maximize growth and survival. The gestation period is at least 84 days, and as a rule, a single young is born. Neonate weight is about 80 - 100 g. Young open their eyes after five days of age, and the first pelage is usually black on the back and sides. Their cryptic coloration might be an adaptation to reduce predator detection during overground foraging activity in company with the mother. During the earlier stages of development, mother-young contact during foraging activity is accomplished by "teat-transport" (Eisenberg, 1975). Presumably, females do not attain sexual maturity until the second year of age. Basic social units are family groups consisting of the adult pair and one young, although a subadult from the pervious litter is frequently present in the same nest chamber or burrow system. Presumably, subadults leave the family group between 10 to 18 months of age. This mechanism might be a response to reduce competition between genetically similar offspring, though how far these subadult individuals, particularly males, disperse from their natal burrow or territory is unknown. Adult survival is more likely favored in the low productivity environments of *Solenodon*. Life expectancy of *S. paradoxus* in the wild is apparently long, and at least one captive individual is known to have survived eleven years (J.F. Eisenberg, pers. comm.).

In addition to *Solenodon* itself, the only known native predators of the Greater Antilles are represented by raptorial birds and snakes. Because of their nocturnal activity and relatively large size, potential natural predators of *paradoxus* are reduced to owls (*Tyto alba* and *Asio stygius*), and the Hispaniolan boa (*Epicrates striatus*). The habitat of other large potential predators, namely, the Short-eared owl (*Asio flammeus*) and snake (*Alsophis anomalus*) do not overlap with that of *paradoxus*. Predation rates are apparently

low and probably buffered by the security of the burrow, though it may increase during subadult dispersal. *Solenodon* remains are usually absent in pellet deposits of barn owls, but owls might prey on the young and subadult *Solenodon*. The larger *Asio stygius* occur only in dense mature forest and might prey on adult individuals, but interestingly this owl is as rare or even more rare than *S. paradoxus*. Common Hispaniolan boas, *E. striatus* (up to 2.3 m in SVL length) could be the most potential native predators. One large Hispaniolan boa was reported containing the remains of an adult cat (Ottenwalder, 1980), and C. A. Woods (pers. comm.) examined an adult *E. striatus* containing a fresh carcass of Hispaniolan Hutia (*Plagiodontia aedium*) in its digestive tract (Ottenwalder 1985; Henderson et al., 1987). The larger Cuban boa (*E. angulifer*), with maximum SVL of 4 (Schwartz and Henderson, 1991) meters is certainly capable of entering the burrows and kill an adult *Solenodon*.

At least five species of helminths, including trematodes, cestodes, and nematodes, are known to parasitize *S. paradoxus* and *S. cubanus* (Sandground, 1938; Lorenzo et al., 1981). *Acanthocephala* larvae, presumably *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Ricart et al., 1973), are present in a high percentage of adult *paradoxus* but so far not in any of the few young examined (pers. obser.). This is an erratic host-parasite cycle, and the infestation is apparently obtained thru the ingestion of adult and larvae Coleoptera. In particular, coprophagous beetles of the Scarabaeidae are known to be intermediate hosts of this swine parasite. Cruz (1973) reported one host-specific acari parasitizing each of the two extant species of *Solenodon*. In all recorded cases, parasitic loads and their impact on the survivorship of affected individuals are unknown, though Mohr (1936-38) referred the deaths of some captive solenodons due to helminthiasis. In subterranean mammals, mortality factors such as parasites, diseases, and food shortage have been shown to be density-dependant (Jarvis, 1973).

The life history patterns of *S. paradoxus*, (i.e. slow development, relatively large body size compared to other members of the Insectivora, prolonged longevity, low reproductive rates, and presumably, low recruitment and mortality rates) imply an extreme K-selection strategy in both species of Solenodons as suggested by Eisenberg and Gonzalez (1985). This strategy is matched to the adaptive patterns of fossorial ecology, i.e. constancy of microclimates, nocturnality, food generalism, low population densities, effective predator avoidance and subdivided population structure and low vagility due to the discontinuity of favorable habitats. These adaptations might favor high competitive ability and over all individual fitness (Nevo, 1979). The low total biomass is apparently determined by the relatively low productivity of their environment.

Conclusions

Extant populations of the Hispaniolan *Solenodon* occur in remote, relatively undisturbed forest habitats, with relatively low human densities. Their habitats are characterized by steep, hilly terrain in mountain ranges, or undulating and rolling plain in coastal lowlands. The geology of the habitat is dominated by limestone. Mixed acid and basic igneous metamorphic rocks and tuffs are also frequent, particularly in the Cordillera Central, Cordillera Septentrional, and Sierra del Seibo y Neiba. Serpentine is often associated with these outcroppings. The slope of the terrain averages 25.1 percent. Soil depth is shallow (ca. 0.35 m), with the bedrock close to the surface. Lithic subgroups comprise 78 percent of all soil units, so the soil usually accumulates in solution holes. Though soils are of fine texture, slow permeability and low water capacity, the soils are also well drained because of the steep slopes and stony coarse fragments.

Available data indicates that *Solenodon* occurs primarily at moderate elevations, <800

m, and most known populations have been found between sea level and 1000 m. Above that elevation, populations are less frequent, but there is evidence supporting their presence up to 2000 m. *Solenodon* localities receive on the average 1500 mm of rain annually, with a mean annual minimum of about 800-mm in the driest localities. In the sample of *Solenodon* localities analyzed, the average number of days with rain per year was about 117 days, though in one area total rainfall was distributed in 72.4 per year. Mean annual temperature was 24.8C ranging from 21 to 27C in 15 areas analyzed. Average annual extremes ranged from 19.2 to 38.8C, though absolute low temperatures of zero degrees C have been recorded above 900 m locations.

About 86 per cent of the *Solenodon* localities evaluated in the study is in transitional moist forest, moist forest, and wet forest. *S. cubanus* is apparently restricted to these life zones, in contrast with *S. paradoxus*, which also occurs in dry habitats in at least three areas of the country. Low to mid elevation broadleaf forests seems to represent a favored habitat for *S. paradoxus*. Although old, mature forest habitats no doubt represent the optimal habitat for both species of *Solenodon*, the Hispaniolan species was found surviving in secondary, disturbed forest habitats. Though the degree of relative success of *S. paradoxus* in response to particular successional trends can not qualify be assessed on the base of the present data, their persistence in these habitats suggest that the species might survive, at least temporarily, under variable levels of disturbance. However, evidence from populations we discovered in disturbed localities during the mid-1970's, were found locally extirpated 20 years later. In addition, available data from one disturbed population being monitored since the mid-1980's, indicate that *Solenodon* populations surviving and depending from nearby disturbed forest fragments would vanish before 20-30 years if the causes of disturbance do not disappear, and the habitat does not enter a

successional recovery (Ottenwalder and Rupp, in press).

Hispaniola is visited by hurricanes at intervals of less than 30 years. According to UNEP (in Hartshorn *et al.*, (1981), an estimated 46 tropical storms and hurricanes passed near or over the Dominican Republic between 1887 and 1975. When exposed to such selective pressures many ecosystems are rejuvenated and become more productive. In addition to hurricanes, the insular forests must overcome other natural disturbances such as drought, floods, fires, landslides, and excessive wind. These perturbations have relatively natural frequencies and therefore predictable in ecological time. Human disturbances are also involved in this changing process. In Sierra de Bahoruco, *Solenodon* has been found in forest patches, usually in the proximity of older stands, and often recovering from serious agricultural exploitation.

The chances of a population to survive under disturbed conditions are probably determined by the resilience of the habitat and the extent of the disturbance. Rapid growth and regeneration of the forest canopy and the persistence of the soil seem important conditions for the habitat to recover its original productivity, and for *Solenodon* to recover its former population density, or to re-colonize a given area.

The food habits of the species determine the amount of resources available, which in turn influence the carrying capacity of the habitat. *Solenodon* occupy an insectivore-fossorial niche, hence could be considered narrow habitat specialists adapted to the greater stability and predictability of the burrow environment (i.e. microclimate, low predation, food supply). Their environment is presumably poor in productivity and carrying capacity, apparently discontinuous in structure, and with resources unequally distributed. *Solenodon* is certainly a K-selected species with a large body size among the Insectivora. Their life history patterns suggest that equilibrium between numbers and carrying capacity are achieved a) maximizing breeding age

and duration of breeding season, and b) minimizing litter size, mortality rate, and predation.

Acknowledgments

A number of people and institutions have contributed helpful inputs throughout the different periods of the study. I am grateful to Charles A. Woods, John F. Eisenberg, and John G. Robinson for assistantship support, encouragement, and comments on a much earlier and larger document that included the data discussed in this paper. For helpful comments and editorial review of the present version of the manuscript, I thank Josep Alcover, Liliانا Betancourt and Alejandro Herrera. Our sincere appreciation to Blanco Turbi, David Robinson, Nelson Garcia, Julio Cicero, Sixto Incháustegui, Leonardo Salazar, Homero Gonzalez Mera, Tomas Vargas, James Wiley, Allen Turner, Murray L. Johnson, Karl Madden, and Annabelle Dod, for information, field assistance, companionship and/or salvaging valuable specimens on our behalf. The Parque Zoológico Nacional and the Museo Nacional de Historia Natural provided logistic support during the extent of our institutional affiliation with these organizations. Our work in southwestern Dominican Republic was facilitated through the warm hospitality of the former Alcoa Exploration Co, and its senior staff, Ramon Cáceres, Alfredo Lebrón, and Victor Garcia. I thank the Departamento de Vida Silvestre (DVS/SEA), and the Dirección Nacional de Parques and their staffs for institutional collaboration and permits. Partial financial support was received from Wildlife Conservation International for field surveys. Aerial observations and surveys were made possible throughout grants from the Caribbean Conservation Corporation and the World Wildlife Fund for sea turtle and crocodile research.

Literature

- Allen, G. M. 1942. Extinct and vanishing mammals of the Western Hemisphere. Amer. Committee Intern. *Wildlife Protection. Spec. Publ.*, 11:1-620.
- Allen, J.A. 1908. Notes on *Solenodon paradoxus*. Brandt. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 24: 505-517.
- Andersen, D. C. and MacMahon, J. S. 1981. Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae), in a spruce-fir sere. *Ecol. Monogr.* 51 (2):179-202.
- Arieli, R. 1978. The mole rat (*Spalax ehrenbergi*): Adaptations to fossorial life. Ph.D. Thesis. Tel-Aviv Univ.
- Atlas de Cuba. 1978 Instituto Cubano de Geodesia y Cartografía. La Habana, Cuba.
- Bowin, C. 1975. The geology of Hispaniola. Pp. 500-552. In: Nairn, A. E. M. and Stehli, F. G. (eds.), "The Ocean Basins and Margins". Vol. 3, The Gulf of Mexico and the Caribbean. Plenum, New York.
- Brandt, J. F. 1833. De solenodonte novo mammalium insectivorum genere. *Mem. Acad. Sci. St. Petersbourg.*, 6 (2):459-478.
- Bray, J. R. and Gorham, E. 1964. Litter production of forests of the world. *Advan. Ecol. Res.*, 2:101-157.
- Bridges, W. 1936. The Haitian *Solenodon*. *Bull. New York Zool. Soc.* 39 (1): 13-18.
- Conant, F., Rogers, P., Baumgardner, M., McKell, C., Dasmann, R. and Reining, P. 1983. Resource inventory and baseline study methods for developing countries. *Amer. Assoc. Advan. Scien. Publ.* 83-3. 539 pp.
- CRIES (Comprehensive Resource Inventory and Evaluation System). 1977. Land resource base report: Dominican Republic. USDA/AID/ Michigan State University.
- CRIES (Comprehensive Resource Inventory and Evaluation System). 1978. Preliminary Draft of Working Series No.

- 77-5. USDA/AID/Michigan State University.
- Cruz, J. de la. 1973. Los generos *Cubanochirus* y *Capromylichus* (Acarina:Atopomelidae). *Acad. Cien. Cuba. Poeyana*, 205:1-28.
- Darden, T. R. 1972. Respiratory adaptations of a fossorial mammal, the pocket gopher (*Thomomys bottae*). *J. Comp. Physiol.*, 78:121-137.
- Draper, G., Mann, P. and Lewis, J. F. 1994. Hispaniola. In Donovan, S. K. and Jackson, T. A. (eds.), "*Caribbean Geology: an introduction*": 129-150. University of the West Indies Publishers Association, Kingston, Jamaica.
- Draper, G., Gutierrez, G. and Lewis, J. F. 1996. Thrust emplacement of the Hispaniola peridotite belt: Orogenic expressions of the mid-Cretaceous arc polarity reversal. *Geology*, 24 (12): 1143-1146.
- Draper, G., and Gutierrez, G. 1997. La estructura del cinturón de Maimón en la Isla de Hispaniola y sus implicaciones geodinámicas. *Rev. Soc. Geol. España*, 10 (3-4): 79-97.
- Eisenberg, J. F. 1975. Tenrecs and solenodons in captivity. *Inter. Zoo. Yearbook*, 15: 6-12.
- Eisenberg, J. F., and Gonzales Gotera, N. (1985). Observations on the natural history of *Solenodon cubanus*. *Acta Zoologica Fennica*, 173: 275-277.
- Eisenberg, J. F. and Gould, E. 1966. The behavior of *Solenodon paradoxus* in captivity with comments on the behavior of other insectivora. *Zoologica*, 51: 49-58.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 1973. Inventario y Fomento de los Recursos Forestales. República Dominicana, Technical Report No. 3. SF/DOM 8. Rome.
- Findley, J. S. 1967. Insectivores and dermopterans. In Anderson, S. and Jones Jr., J. K. (eds.), "*Recent Mammals of the World: A synopsis of the families*": 87-108. Ronald Press Co, New York.
- Fisher-Meerow, L. L. 1983. Floristics, ecology, phytogeography, and history of botanical exploration of the Sierra de Bahoruco, Dominican Republic. Unpublished thesis, University of Florida.
- Garg, R. K. and Vyas, L. N. 1975. Litter production in deciduous forest near Vdaipur (South Rajasthan), India. In Golley, F. B. and Medina, E. (eds.), "*Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*". *Ecol. Stud.*, 11: 131-135. Springer-Verlag, New York.
- Gonzalez, R. and Herrera, A. 1983a. La fauna emergente de *Hibiscus elatus* en la Sierra del Rosario. *Acad. Cien. Cuba. Rep. Invest.*, 9:1-9.
- Gonzalez, R. and Herrera, A. 1983b. La macrofauna del suelo de una plantación de majaqua (*Hibiscus elatus* Sw.) en Cuba: Resultados preliminares. *Acad. Cien. Cuba. Poeyana*, 258:1-16.
- Gonzalez, R. and Herrera, A. 1983c. La fauna de la hojarasca del bosque siempreverde estacional de la Sierra del Rosario. *Acad. Cien. Cuba. Rep. Invest.*, 11:1-16.
- Gonzalez, R. and Mendizabal, M. E. 1983. Coleoptera del suelo en las plantaciones de *Hibiscus elatus* Sw. en la Sierra del Rosario: Resultados preliminares. *Acad. Cien. Cuba. Rep. Invest.*, 13:1-19.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd Ed. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Hall, E. R. and Kelson, K. R. 1959. *The mammals of North America*. The Ronald Press Co., New York.
- Hartshorn, G., Antonini, G., DuBois, R., Harcharick, D., Heckadon, S., Newton, H., Quezada, C., Shores, J. and Staples, G. 1981. The Dominican Republic Country Environmental Profile: A first study. JRB Assoc. AID/SOD/PDC-C-0247. Washington, D.C. 109 pp.
- Hedges, S. B. 1996. Historical Biogeography of West Indian Vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 163-196.
- Henderson, R. W., Noeske-Hallin, T. A., Ottenwalder, J. A. and Schwartz, A. 1987.

- On the diet of the Boa *Epicrates striatus* on Hispaniola, with notes on *E. fordi* and *E. gracilis*. *Amphibia-Reptilia*, 8: 251-258.
- IUCN 1996. The 1996 IUCN Red List of Threatened Animals (J. Baillie and B. Groombridge, compilers & editors). IUCN Gland, Switzerland
- Ingles, L. G. 1952. The ecology of the mountain pocket gopher, *Thomomys monticola*. *Ecology*, 33: 87-95.
- Jarvis, J. V. 1973. The structure of a population of mole-rats, *Tachyoryctes splendens* (Rodentia: Rhizomidae). *J. Zool. London*, 171: 1-14.
- Longman, K. A. and Jenik, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman, London.
- Lorenzo, N., Coy Otero, A. and Abreu, R. 1981. Los helmintos que invaden a las especies del genero *Solenodon* Brandt, 1833. *Acad. Cien. Cuba. Poeyana*, 222: 1-4.
- Mabberly, D. J. 1983. *Tropical rain forest ecology*. Blackie, London.
- MacPhee, R. D. E. and Grimaldi, D. A. 1996. Mammal bones in Dominican amber. *Nature*, 380: 489-490.
- Marcuzzi, G. 1974. Contribución al estudio de la autoecología de los tenebrionidos de Venezuela y las Antillas. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 34 (99): 173-202.
- McNab, B. K. 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology*, 60 (5): 1010-1021.
- McNab, B. K. 1983. Ecological and behavior consequences of adaptation to various food resources. In Eisenberg, J. F. and Kleiman, D. (eds.), "*Advances in the study of mammalian behavior*". American Society of Mammalogists., Spec. Publ. No. 7: 664-697.
- Miller, G. S. Jr. 1929. Mammals eaten by indians, owls and Spaniards in the coast region of the Dominican Republic. *Smithsonian Misc. Coll.*, 82 (5): 1-16.
- Mohr, E. 1936-38. Biologische Beobachtungen an *Solenodon paradoxus* Brandt in Gefangenschaft. I-IV. *Zool. Anz.*, 113:177-188; 116:65-76; 117:233-241; 122:132-143.
- Morgan, G. S. and Ottenwalder, J. A. 1993. A new extinct species of *Solenodon* (Mammalia: Insectivora: Solenodontidae) from the Late Quaternary of Cuba. *Ann. Carnegie Mus.*, 62 (2): 151-164.
- Morgan, G. S., Ray, C. E. and Arredondo, O. 1980. A giant extinct insectivore from Cuba (Mammalia: Insectivora: Solenodontidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93 (3): 597-608.
- Nevo, E. 1961. Observations on Israeli populations of the mole-rat *Spalax e. ehrenbergi* Nehring 1898. *Mammalia*, 25: 127-144.
- Nevo, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 269-308.
- OEA (Organización Estados Americanos). 1967. Reconocimiento y evaluación de los recursos naturales de la República Dominicana: Estudio para su desarrollo y planificación. 3 vols. Organización Estados Americanos, Washington, D.C.
- OEA (Organización Estados Americanos). 1984. Integrated Regional Development Planning: Guidelines and Case Studies from OAS Experience. OAS/USDI/AID. Organización Estados Americanos, Washington, D.C.
- Oficina Nacional Estadística. 1980. República Dominicana en Cifras. Secretariado Técnico de la Presidencia. Vol. 9:1-480. Santo Domingo.
- Ottenwalder, J. A. 1980. *Epicrates striatus* como predadora de aves. *Carta Ocas. Herb. Univ. Aut. Santo Domingo, Nat. Postal.*, 21: 1-2.
- Ottenwalder, J. A. 1985. The distribution and habitat of *Solenodon paradoxus* in the Dominican Republic. Master Science Thesis. University of Florida, Gainesville. 128 pp.

- Ottenwalder, J. A. 1991. The systematics, biology and conservation of *Solenodon*. Ph.D Thesis. University of Florida, Gainesville. 281 pp.
- Ottenwalder, J. A. and Rupp, E. E. (in press). *Solenodon* mortality in the Cabrera Promontory, northeastern Dominican Republic.
- Ottenwalder, J. A. and Woods, C. A. (ms). The Hispaniolan *Solenodon* in Haiti.
- Pardo, G. 1975. Geology of Cuba. In Nairn, A. E. M. and Stehli, F. G. (eds.), "The ocean basin and margins". Vol. 3: 553-615, The Gulf of Mexico and the Caribbean. Plenum, New York.
- Patterson, B. 1962. An extinct solenodontid insectivore from Hispaniola. *Breviora*, 165:1-11.
- Pena, F. M. 1977. Hábitos nutritivos del *Solenodon paradoxus* Brandt y el programa de reproducción en cautividad. *Zoodom*, 1: 11-25.
- Pregill, G. K. and Olson, S. L. 1981. Zoogeography of West Indian vertebrates in relation to Pleistocene climatic cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 75-98.
- Ratcliffe, B. C. 1976. A revision of the genus *Strategus* (Coleoptera: Scarabacidae). *Bull. Univer. Nebraska Sta. Mus.*, 10 (3): 93-204.
- Reyna, E. and Paulet, M. 1979. Requerimientos de agua para la agricultura según el clima de la República Dominicana. Secretaría de Estado de Agricultura, Santo Domingo.
- Ricart de Melgen, A. M., Pena, B. and de Mello, M. T. 1973. Ciclo errático de acantocéfalo en jutia, *Solenodon paradoxus*. *Bol. Lab. Vet.*, 1 (1): 1-8.
- Sandground, J. H. 1938. Some parasitic helminthological collections of the Museum of Comparative Zoology. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 85 (2): 36-39.
- Schubert, C. and Medina, E. 1982. Evidence of Quaternary glaciation in the Dominican Republic: some implications for Caribbean paleo-climatology. *Paleocology*, 39:281-294.
- Schwartz, A. and Henderson, R. W. 1991. *Amphibians and Reptiles of the West Indies: Descriptions, distributions, and natural history*. University of Florida Press, Gainesville.
- SIEDRA (Sistema de Inventario y Evaluación de Recursos Agrícolas). 1977. Sistema de inventario y evaluación de recursos agrícolas: Review draft. República Dominicana. CRIES/USDA/AID.
- Soil Survey Staff. 1975. Soil taxonomy. USDA Handbook No. 436. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Tanaka, L. K. and Tanaka, S. K. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. *Biotropica*, 14 (2): 114-123.
- Thornback, J. 1983. Towards a mammal conservation strategy. Report to the 59th SSC Meeting, Inter. Union Conser. Nature. Harare, Zimbabwe. 11 pp.
- US Army Topographic Command 1975. 101 Topographic maps of the Dominican Republic.
- Varona, L. S. 1983. Remarks on the biology and zoogeography of the *Solenodon (Atopogale) cubanus* Peters, 1861 (Mammalia, Insectivora). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 53(1):93-98.
- Wallwork, J. A. 1970. *Ecology of soil animals*. MacGraw-Hill, New York.
- Wallwork, J.A. 1976. *The distribution and diversity of soil fauna*. Acad. Press, London.
- Westermann, J. H. 1953. Nature preservation in the Caribbean. *Found. Scien. Resear. Surinam and the Nether. Antilles. Utrecht.*, 9: 1-106.
- Williams, S. L. and Baker, R. J. 1976. Vagility and local movements of pocket gophers (Geomysidae: Rodentia). *Am. Midl. Nat.*, 96:303-316.
- Wilson, D. E. and Reeder, D. M. 1993. *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. 2nd Edition. Smithsonian Institution Press.

- Wislocki, G.G. 1940. The placentation of *Solenodon paradoxus*. *Jour. Anat.* 66: 497-531.
- Woodring, W. P., Brown, J. S. and Burbank, W. S. 1924. *Geology of the Republic of Haiti*. Department of Public Works, Port-au-Prince, Haiti.
- Woods, C. A. 1981. Last endemic mammals in Hispaniola. *Oryx.*, 16: 146-152.
- Woods, C. A. and Ottenwalder, J. A. 1992. *The natural history of Southern Haiti*. University of Florida, Gainesville. 1-211.



*PER UN MUSEU DE LA
NATURALES A CIUTAT*

Una aproximació a la paleoecologia de les illes

Josep Antoni ALCOVER¹, Pere BOVER¹ i Bartomeu SEGUÍ²

¹Institut Mediterrani d'Estudis Avançats. (CSIC-UIB). Cta de Valldemossa km 7,5. 07071 Ciutat de Mallorca. Balears - Spain. e-mail: ieajat@ps.uib.es

²Departament de Ciències de la Terra. Facultat de Geografia. Universitat de les Illes Balears. Cta de Valldemossa km 7,5. 07071 Ciutat de Mallorca. Balears - Spain. e-mail: dctbsc4@ps.uib.es

Alcover, J.A., Bover, P. i Seguí, B. 1999. Una aproximació a la paleoecologia de les illes. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* 6 / *Mon. Inst. Est. Bal.* 66: 169-204. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

Es presenta una aproximació a l'ecologia de les illes des d'una triple perspectiva. En primer lloc, s'exploren les relacions entre àrea insular i nombre d'espècies a diferents arxipèlags. Les dades disponibles sobre aquesta relació en el passat no recolzen la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967). En segon lloc, s'explora l'ocupació de gremis ecològics seleccionats (els depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran i els herbívors folívors de talla mitjana i gran) a les illes. En els dos exemples explorats els ocells tenen una importància relevant, enfront del que esdevé als continents. En tercer lloc, es presenten dades sobre la vegetació del passat d'illes seleccionades. Els canvis esdevenguts a les illes rera l'arribada dels humans han afectat tant les espècies com l'estructura de les comunitats vegetals.

Paraules clau: Illes, Ecologia, Superdepredadors, Folívors, Vegetació.

An approach to the palaeology of the islands.

From three different perspectives we present an approach to the ecology of the islands in the past. First, we analyse the linear relationships between island area and number of species in several archipelagoes. The data coming from the analysis of a such relationship in the past do not support the theory of island biogeography of MacArthur and Wilson (1967). Second, we analyse the occupation of selected guilds on islands. The two analysed guilds are those of predators of large- and middle-sized vertebrates and large- and middle-sized folivores. In both cases, birds display a relevant paper, in a clear contrast to the mainland situation. Third, we present some data on the past vegetation of selected islands. Human arrival affected the particular species as well as to the structure of vegetal communities.

Keywords: Islands, Ecology, Top predators, Folivores, Vegetation.

Introducció

Les faunes i flores insulars actuals han fascinat des de fa més d'un segle els biòlegs que les han estudiat (vgr., Darwin, 1859; Wallace, 1883). Les primeres aproximacions a l'estudi naturalístic de les illes posaren l'èmfasi en el caràcter singular de les seves faunes i flores, amb elevats percentatges d'espècies endèmiques, així com en la pobresa de les faunes i flores de les illes anomenades 'oceàniques' a la literatura científica clàssica. Foren els mateixos primers autors que estudiaren les faunes i flores insulars els que detectaren que les relacions ecològiques que es donaven a les illes diferien de les observades als continents. Primer es varen fer observacions sobre l'autoecologia d'espècies insulars concretes. Els estudis sobre el que es pot anomenar l'ecologia de les illes, o estudis sinecològics de les illes, no començaren sinó més endavant.

A hores d'ara podem dir que existeix una abundant, i sobretot escampada, literatura sobre l'ecologia de les illes, bé que d'estudis globals n'hi ha pocs (vgr., Gorman, 1979; Williamson, 1981; Vitousek et al., 1995; Grant, 1998). Molts dels treballs tracten sobre punts concrets de l'ecologia d'illes concretes (vgr., Wagner i Funk, 1995; Thorton, 1996). Els treballs que estudien aspectes particulars de l'ecologia de les illes contrastant-los amb el que esdevé a les regions continentals són menys, i encara són menys els que tracten de definir patrons d'ecologia insular (el conjunt dels quals ha estat anomenat "síndrome d'insularitat" per Blondel, 1986) contrastables amb els patrons d'ecologia continentals. L'ecologia de les illes sovint no s'ha enfocat comparativament amb l'ecologia dels continents, sinó dintre de la mateixa perspectiva de l'estudi global de les relacions entre les plantes i els animals. Aquest enfocament tot sol, és clar, és limitat, car no permet definir patrons ecològics particulars insulars que contrastin amb els patrons que s'observen als continents, i en conseqüència redueix les anàlisis que es fan a estudis de casos concrets,

sense promoure inferències de contrastació i aplicabilitat més generals. El resultat és que sovint es consideren les relacions ecològiques que es donen a les illes com a anòmales, com a rareses que no s'ajusten als patrons generals, al que podríem dir la veritable ecologia, l'ecologia de les biotes continentals. En altres paraules, les anàlisis fetes sobre l'ecologia de les illes sovint es converteixen en merament anecdòtiques, en simples relats del que passa a uns móns apart, als quals cada investigador dona diferent importància, i amb això es priva els investigadors d'una eina molt potent per comprendre millor la globalitat del nostre món.

Tot i que els estudis ecològics a les illes sovint no emfatitzen les conseqüències del fet insular, s'han publicat algunes aproximacions a l'estudi de l'ecologia de les illes com a disciplina individualitzada. S'ha de dir que aquestes aproximacions sí que han estat considerades com a eines potents per a la comprensió de la naturalesa. Així, entre aquestes aproximacions globals, n'hi ha que s'han realitzat a partir de l'estudi de la relació entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que contenen. A pesar que l'estudi de les relacions entre les àrees i els nombres de les espècies que hi viuen és aplicable tant a àrees continentals com a illes, ha estat a les illes on més s'ha desenvolupat. La clara delimitació física del territori sens dubte n'ha estat la causa. L'aparent correlació entre l'àrea i el nombre d'espècies, juntament amb una suposada estabilitat del nombre d'espècies que hi ha a cada illa va generar una de les teories més famoses de l'ecologia, l'anomenada teoria de l'equilibri (MacArthur i Wilson, 1963; 1967). Aquesta teoria es fonamenta en una anàlisi de les relacions entre els processos d'immigracions i extincions que esdevenen a les illes. Fou elaborada inicialment per Preston (1962) i per MacArthur i Wilson (1963; 1967) i va generar una bibliografia abundant, bé que ha estat criticada per nombrosos autors. El seu gran atractiu va consistir en donar peu a que les illes, unitats petites i discretes, de fàcil manipulació i aptes per a una senzilla experi-

mentació, entrassin en l'ecologia predictiva. Les principals crítiques que se n'han fet qüestionen aquesta teoria en base a dades paleontològiques i en base a diferents interpretacions ecològiques. Durant els anys setanta i la primera part dels anys vuitanta fou una teoria present a àmbits tan dispersos com la biogeografia i la biologia de la conservació. La seva aplicabilitat en gestió del territori tengué també nombrosos seguidors i detractors.

Un segon enfocament dintre dels estudis d'ecologia insular prové de l'anàlisi de les diferents interaccions entre plantes i animals, entre els animals i entre les plantes a les illes. Aquestes interrelacions poden ésser de depredació, de competència, de parasitisme, mutualístiques o mixtes. En general els treballs que es poden incloure dintre d'aquest grup no solen posar l'èmfasi en el fet insular, sinó que solen descriure i interpretar les relacions ecològiques talment com si es tractàs de les relacions ecològiques esdevingudes als continents. No obstant això, s'han començat a descriure relacions peculiars a les illes, les quals s'han relacionat directament amb el fet insular [vgr., aquest ha estat de la relació aparent entre el dodó i el tambalacoque (Temple, 1977, i Temple i Owadally, 1979, discutits per Witmer i Cheke, 1991); el cas del *Cneorum tricoccon* a les Balears (Traveset, 1995 a,b); el cas de la presència de compostes arborescents a les illes (Carlquist, 1974; Eliasson, 1995)]. Alguns d'aquests treballs sobre l'ecologia de les illes tracten de descriure el grau de singularitat d'algunes de les relacions ecològiques que es donen a les illes, d'establir patrons sobre les singulars relacions ecològiques detectades i d'esbrinar-ne les causes. Dintre d'aquest enfocament dels problemes cal situar tant les descripcions clàssiques de relacions ecològiques singulars (vgr., Carlquist, 1965; 1974) com els estudis sobre els patrons singulars [vgr., eixamplament del ninoxol (Blondel i Frochot, 1976; Nogales, present volum); patrons de superdepredació (Alcover i McMinn, 1994); inferències sobre sistemes de depredació/competència a tres nivells (Schoener, present volum); patrons

sobre la rigidesa dels mutualismes (Traveset, present volum)].

En la nostra revisió de la paleoecologia de les illes analitzarem situacions diverses que es poden contemplar des de qualsevol d'aquestes perspectives. Nogensmenys, ja podem avançar que el que aquí realment ens interessa és esbrinar el caràcter singular (o no) de les relacions ecològiques que s'han donat a les illes sota les seves condicions més naturals, més prístines, això és, abans de l'arribada dels humans. Prèviament, però, convé definir els tipus d'illes que considerem, així com fer algunes consideracions introductòries de caràcter general.

En aquest treball, seguint Alcover et al. (en premsa, c), considerem que des d'un punt de vista biològic es poden distingir tres tipus d'illes: les illes oceàniques, les illes paraoceàniques i les illes continentals. Considerem illes oceàniques aquelles que mai han estat connectades a qualsevol continent. Les faunes i flors d'aquestes illes presenten una taxa elevada d'endemicitat, són altament disharmòniques en comparació amb les continentals (és a dir, presenten proporcions peculiars dels tipus ecològics [disharmonia ecològica] i sobre tot dels tipus taxonòmics [disharmonia taxonòmica]) i presenten l'anomenada 'pobresa específica' als nivells taxonòmics més elevats (Carlquist, 1974; Blondel i Frochot, 1976; Williamson, 1981). Un segon grup d'illes està constituït per les anomenades 'illes paraoceàniques', que són aquelles que prèviament han estat connectades amb els continents, però que contenen faunes o/i flors en certa mesura similars a les que habiten les illes oceàniques (amb disharmonia, endemicitat i pobresa als nivells taxonòmics superiors). Això es pot haver degut a que la connexió illa-continent va esdevenir a un passat molt llunyà o/i va ésser de curta durada, o bé a que es va tractar d'una connexió en que es que va restringir molt l'intercanvi faunistic. Exemples d'illes para-oceàniques són la major part de les illes mediterrànies occidentals (unides als continents circumdants durant el Messinià, fa entre 5,7 i 5,35 milions d'anys,

però aïllades d'aquests a través de deserts salins durant la connexió), les Illes Malvines i l'illa Wrangel (unides als continents sudamericà i euroasiàtic durant les glaciacions, però amb un filtratge d'immigrants molt fort degut a les extremes condicions climàtiques), i algunes de les illes Mentawai (unides al sudest asiàtic a través de Sumatra durant el pleniglaciari a través d'un istme prou estret que va actuar com a un filtre faunístic potent). Les illes oceàniques i paraoceàniques conjuntament han estat anomenades "illes vertaderes" (Alcover et al., en premsa c), en contrast amb les illes continentals. Aquestes darreres han estat connectades àmpliament amb els continents i les seves faunes i flors, que en realitat són subconjunts de les faunes i flors continentals, no són tan pobres en espècies com les de les illes vertaderes, són globalment harmòniques respecte a les continentals i presenten un grau d'endemicitat molt petit. Les illes oceàniques i para-oceàniques presenten una extensió molt variable (des de menys d'un quilòmetre quadrat fins als 580.000 km² de Madagascar). El seu grau d'aïllament varia des d'uns pocs quilòmetres fins més de 3.000 km en el cas de les Illes Hawaii.

En aquest treball tan sols ens ocuparem de les illes vertaderes (oceàniques i paraoceàniques). S'estima que l'àrea total ocupada per aquestes illes se situa entorn d'un 2% de la superfície terrestre. Les illes continentals ocuparien entorn al 3,5% de la superfície terrestre. En aquest treball ens centrarem, doncs, en l'ecologia original (prehumana) de les illes vertaderes (oceàniques i paraoceàniques).

Les dades que disposam sobre la paleoecologia de les illes vertaderes mai no són directes. Provenen d'inferències que es poden realitzar des de diverses disciplines. La disciplina més important per a inferir l'ecologia del passat és la paleontologia, però les dades subministrades per aquesta disciplina tampoc mai no són completes, car les relacions ecològiques no fossilitzen, i els registres fossilífers són sempre esbiaixats. Ademés dels fòssils, l'estudi dels endemismes actuals animals i vegetals ens pot aportar dades noves per infe-

rir l'ecologia del passat de determinades illes (vgr., Palmer et al., en premsa). Altrament, el coneixement de les interaccions planta-animal als actuals sistemes insulars ha permès detectar algunes anomalies ecològiques que es poden explicar mitjançant inferències sobre l'ecologia del passat, com són els casos prèviament esmentats del dodó i el tambalacoque de l'illa Maurici, el del *Cneorum* de les Balears, o el dels patrons de conducta antipredatòria d'alguns lèmurs de Madagascar (Goodman, 1994). En aquesta breu revisió presentarem informacions sobre l'ecologia del passat provinents d'aquestes quatre disciplines (Paleontologia, Zoologia, Botànica i Ecologia).

Sabem que la totalitat de les faunes i flors insulars actuals són reminiscents de les que hi havia abans que les illes fossin colonitzades pels humans. Més exactament, són una mescla de les faunes i flors que han sobreviscut als efectes de la colonització humana de les illes i de les que han colonitzat les illes rere aquesta colonització. Gràcies a nombrosos estudis paleontològics es comença a conèixer bé la diversitat existent en el passat a les illes per a alguns grups zoològics, tals com els vertebrats i mol·luscs, els quals han deixat un registre paleontològic prou bó a moltes illes del món. Els coneixements que tenim sobre les faunes prehumanes d'invertebrats no gastròpodes són molt minsos. També són encara molt pobres els coneixements que tenim sobre les flors del passat de la majoria de les illes vertaderes del món.

Rere l'arribada dels humans, ha estat possible detectar una enorme pèrdua d'espècies endèmiques de les illes, especialment de vertebrats [a nivell global s'estima que rere l'arribada dels humans a les illes han desaparegut no menys del 60% dels ocells endèmics insulars (Steadman, 1991; 1995), i devers el 35 % dels mamífers endèmics insulars (Alcover et al., en premsa c)]. També s'ha constatat l'extinció de poblacions insulars d'espècies àmpliament distribuïdes, no endèmiques de les illes [vgr., *Myotis myotis*, present en abundància a les Pitiüses prehumanes,

rere l'arribada dels humans ha desaparegut d'aquestes illes (Alcover i Muntaner, 1986); per a altres espècies endèmiques de mamífers que han vist reduïda la seva àrea de distribució vegeu Alcover et al., en premsa a; per a espècies d'ocells que han vist reduïda la seva àrea de distribució vegeu, per exemple, Steadman, 1989a i b)]. L'abast de les extincions a les illes ha afectat no sols els mamífers i ocells, sinó també els representants dels altres grups de vertebrats i també a moltes espècies de no vertebrats. Es té constància d'extincions d'espècies de gastròpodes a diferents illes del món (vgr., Christensen i Kirch, 1981, 1986; Groh, 1985; Groh i Hemmen, 1984; Hadfield, 1986; Goodfriend et al., 1994; Goodfriend i Mitterer, 1988). A les illes Hawaii ha desaparegut un cranc terrestre (veure James, 1995). Probablement molts d'artròpodes han desaparegut de les illes rera l'arribada dels humans, sense que n'hi hagi evidències.

El fenomen de l'extinció recent de les espècies a les illes ha d'esser considerada com a una de les delecions majors de biodiversitat esdevingudes al nostre planeta, amb una magnitud estimada globalment que per a alguns grups (mamífers, ocells), supera la que s'ha donat (i fins i tot la que potencialment es pot arribar a donar) a les selves tropicals (Alcover et al., en premsa c). Per una altra banda, a algunes illes també s'han pogut detectar canvis substancials en la vegetació rera l'arribada dels humans. La gran dimensió de les pèrdues esdevingudes, les alteracions substancials de l'estructura de la vegetació, el caràcter singular de moltes de les espècies extingides, juntament amb la singularitat de moltes de les relacions ecològiques existents encara ara en els ecosistemes insulars, permet suposar que en el passat hi havia d'haver moltes relacions singulars a les illes que s'han perdut per sempre més.

El present treball preten esser només una aproximació limitada a l'ecologia de les illes en el passat. Gràcies a molts d'estudis ja publicats, així com a informacions inèdites, es disposa actualment d'algunes bases per poder

avançar una primera visió general sobre l'ecologia de les illes en el passat. Les dades que es presentaran a continuació essencialment tractaran sobre l'ecologia (autoecologia i sinecologia) dels vertebrats del passat a les illes i, en menor grau, sobre les comunitats vegetals del passat. L'aproximació que aquí es presentarà és un enfocament des de diferents prismes. En primer lloc, s'exploraran les relacions existents entre àrea i nombre d'espècies a diferents arxipèlags. Les dades que es tenen sobre els fòssils no permeten assajar aquesta aproximació més que per a molt pocs indrets, tals com les illes mediterrànies o les Índies Occidentals, i per a pocs grups zoològics. En segon lloc, s'exploraran algunes de les diferències en l'estructuració dels ecosistemes en gremis ecològics entre les illes i els continents. A tal efecte, es definiran uns gremis ecològics generals basats en l'ecologia tròfica de les espècies (definida mitjançant la situació de les espècies en les xarxes tròfiques) i en l'ecologia espacial (definida a través de l'ocupació de diferents tipus de terrenys o d'hàbitats). A partir d'aquestes definicions es tractarà de mostrar tant els patrons insulars en l'ocupació d'alguns dels gremis ecològics definits, com les diferències enregistrades entre els ecosistemes insulars i els continentals. Finalment, en tercer lloc, es presentaran diverses dades que es tenen a l'actualitat sobre les comunitats insulars del passat.

Relació entre àrea insular i nombre d'espècies

L'anomenada 'teoria de la biogeografia insular' de MacArthur i Wilson (1967) es fonamenta en bona mesura en la relació existent entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que hi viuen. Per a aquests autors, a cada illa es trobarien uns nombres d'espècies constants, anomenats "nombres d'equilibri". Aquests nombres serien resultat d'un suposat equilibri que s'assoliria entre les espècies que immigren a una illa i les que s'hi

extingueixen, mitjançant un procés constant de 'renovació faunística' (i florística). El balanç entre immigracions i extincions conduiria als nombres d'equilibri, els quals serien funció de l'àrea biogeogràfica i de l'àrea insular. Aquesta relació paradigmàtica entre l'àrea insular i el nombre d'espècies basada en processos de renovació faunística/florística ha estat contestada recentment per diversos estudis, entre altres per Connor i McCoy (1979), Olson i James (1984), Steadman (1986), i James (1995). Tots aquests autors discuteixen l'existència dels processos ecològics de 'renovació faunística' que condueixen a l'establiment d'un 'equilibri insular' postulat per MacArthur i Wilson (1967).

La relació entre àrea i nombre d'espècies ha estat constatada, per a les faunes i flors actuals, a nombrosos arxipèlags d'arreu del món. Com Connor i McCoy (1979) indicaren, virtualment sempre s'observa una correlació entre el nombre d'espècies i l'àrea, relació que tota sola no demostra quines causes té. Les dues hipòtesis més freqüentment proposades han estat l'àrea *per se* (teoria de l'equilibri) i la diversitat d'hàbitats (Lack, 1976). La teoria de l'equilibri comporta l'existència de processos de 'renovació faunística'. Com es veurà a continuació, els processos de 'renovació' (és a dir, la substitució faunística paulatina d'una espècie que s'extingueix per una altra que hi arriba o viceversa) que condueixen a una situació d'equilibri o bé no estan pràcticament documentats o bé es poden rebutjar en base a la documentació existent.

Per tal d'avaluar la validesa global de la teoria de la biogeografia insular, resulta essencial analitzar la seva aplicabilitat a l'anàlisi de les faunes no alterades de les illes. Aquesta anàlisi s'ha de fer sobre les faunes prehumanes, donat que rere l'arribada dels humans les illes s'han vist alterades dramàticament. Les alteracions causades com a conseqüència de l'arribada dels humans poden haver ocasionat canvis substancials en les relacions entre l'àrea i el nombre d'espècies, i aquests canvis poden haver afectat el grau

d'homogeneització/heterogeneïtat de les faunes i flors insulars, influïnt directament en la relació A/S. Si es pogués demostrar que l'anàlisi feta sobre les faunes i flors actuals fos de gran validesa en esser aplicada a les faunes i flors prehumanes s'obtendria una de les documentacions més sòlides d'aquesta teoria. Si la teoria de l'equilibri fos vàlida, la més immediata de les seves conclusions, això és l'existència d'uns nombres d'equilibri fixats per a cada àrea insular dintre d'una mateixa regió biogeogràfica, seria constatable. Els nombres d'espècies existents a l'actualitat serien la millor estima dels nombres d'espècies que hi haurien existit en el passat. Per altra banda, i seguint un raonament similar, caldria esperar diferències en el nombre d'espècies en equilibri per a illes que han canviat d'extensió al llarg del temps.

Els elements que volem analitzar aquí són essencialment tres. En primer lloc, la documentació paleontològica relativa a la renovació faunística. En segon lloc, l'existència en el passat de l'anomenat 'equilibri insular'. Finalment, la relació existent entre l'àrea de les illes i el nombre d'espècies que hi vivien.

Quant l'anomenada renovació faunística, la documentació paleontològica existent és més aviat reduïda. Tot i que es coneixen vertebrats fòssils a no menys de 250 illes del món (segons dades de Alcover et al., en premsa, a; Milberg i Tyrberg, 1993 i altres dades), sovint les troballes fòssils estan mancades d'una documentació estratigràfica acurada. Ademés, de moltes illes el coneixement paleontològic que tenim és reduït, insuficient per esser considerat com a representatiu de la totalitat de la fauna existent en el passat. Són molt poques les illes del món que contenen un registre fòssilífer d'abast estratigràfic raonablement llarg i complet com per poder emprendre aquesta anàlisi. Alguns dels exemples més ben documentats provenen de les illes de la Mediterrània occidental. En aquesta àrea es troben tres arxipèlags amb successions faunístiques de mamífers i de mol·luscs bastant ben documentades des del Pliocè fins

l'actualitat, i amb registres fossilífers d'ocells regularment documentats (no tan bons com en el cas de mamífers i de caragols, però prou bons com per extraure-ne algunes conclusions). Aquests tres arxipèlags són les Pitiüses (Eivissa, Formentera i illes adjacents), les Gimnèsies (Mallorca, Menorca i illes adjacents) i el massís cirno-sard (Còrsega, Sardenya i illes adjacents). Aquests tres arxipèlags presenten una història paleogeogràfica en part comuna. Durant el Messinià (fa entre 5,7 i 5,35 Ma; Gautier et al., 1994) varen ésser colonitzats per una mateixa fauna. No tots els elements d'aquesta fauna són presents a cada arxipèlag, existint diferències regionals a la fauna colonitzadora. Els components d'aquesta fauna varen començar a sofrir una evolució local a partir del moment en que es va obrir l'Estret de Gibraltar (fa 5,35 Ma) i els diferents arxipèlags es varen aïllar (tant del continent com entre si). Durant més de 5 milions d'anys, doncs, les faunes d'aquests tres arxipèlags varen evolucionar aïlladament, de manera que cadascun presenta la seva pròpia història biogeogràfica particular. Tot i no constituir més que una evolució de durada mitjana, l'abast temporal és prou llarg com per aportar dades concloents sobre l'existència o no de l'anomenada "renovació faunística".

A la figura 1 es presenta resumida l'evolució de les faunes de mamífers, parcialment, dels rèptils, amfibis i mol.luscs d'aquests arxipèlags. Mallorca i Menorca, les illes més aïllades de la Mediterrània occidental (conegudes com a Gimnèsies) presenten una fauna de mamífers terrestres (no voladors) que inclou exclusivament tres gèneres: *Myotragus* (Artiodactyla, Bovidae), *Eliomys* (*Hypnomys*) (Rodentia, Gliridae) i *Episoriculus* (*Nesiotites*) (Insectivora, Soricidae). Durant poc més de 5 milions d'anys aquests gèneres evolucionaren, almenys a Mallorca (veure Alcover et al., en premsa d), sense que s'hi donàs cap casta de 'renovació faunística'. Cap d'aquests gèneres es va extingir, alhora que cap espècie hi va immigrar. Exclusivament un rèptil, *Podarcis*

lilfordi i els seus ancestres (Reptilia, Sauria, Lacertidae), era present, sense que al llarg d'aquests 5 milions d'anys cap 'renovació faunística' s'hi donàs per als rèptils. Per contra, 2 amfibis (*Discoglossus* i *Alytes*, Amphibia, Anura, Discoglossidae) són presents als depòsits del Pliocè superior - Pleistocè inferior de Mallorca i Menorca. A un moment indeterminat del Pleistocè inferior/medi una de les dues espècies d'amfibis, *Discoglossus* n.sp., es va extingir, sense que es produís cap substitució faunística. Finalment, pel que fa als mol.luscs, el registre fossilífer és més incomplet. De qualsevol forma, sembla documentada almenys l'extinció d'una espècie al Pleistocè superior (*Mastus pupa*) sense que s'hagi pogut constatar cap substitució faunística tampoc als mol.luscs (Cuerda, 1975; Paul i Altaba, 1992). Tanmateix, però, les dades relatives als mol.luscs en el cas de les Gimnèsies s'han d'agafar amb molta de cura, car el registre que en tenim no és prou bó. La conseqüència global a la qual s'arriba és que a les Gimnèsies existeix una documentació clara i contundent que demostra que durant poc més de 5 milions d'anys no es va produir cap 'renovació faunística' de mamífers, rèptils i amfibis, i probablement tampoc de mol.luscs.

A les Pitiüses, illes separades del continent per un canal de 90 km, durant el Pliocè superior va viure una fauna composta per almenys dues espècies de mamífers terrestres (dos glírids confirmats i un artiodàctil que requereix confirmació), dos rèptils (una tortuga geganta i una sargantana), i devers 20 espècies de gastròpodes terrestres. A un moment indeterminat del Pleistocè inferior/medi aquesta fauna va sofrir un procés d'extinció en massa, el qual no va comportar cap casta de 'renovació faunística'. Es va passar d'aquesta fauna a una altra molt més empobrida, mancada de mamífers terrestres no voladors, amb només la sargantana pitiüsa com a únic vertebrat terrestre no volador supervivent i 6 espècies de caragols supervivents. Les causes d'aquesta catàstrofe que afectà la fauna pitiüsa són desconegudes (Florit et al., 1989;

Alcover et al., 1994). Cal destacar aquí, però, que l'extinció no fou seguida per cap renovació faunística. Una vegada més, la paleontologia no dona suport a les prediccions de la teoria de la biogeografia insular.

Pel que fa el massís cirno-sard, es té un bon registre de la fauna de mamífers del Pliocè i del Quaternari, però estam mancats d'un bon registre de rèptils, amfibis i mol.luscs, dels que només tenim coneixements molt parcials. La fauna de mamífers del Pliocè superior i del Pleistocè inferior està constituïda almenys per set espècies de mamífers (dos artiodàctils, un primat, un lagomorf, dos insectívors, un rosegador). Al Biharià, fa aproximadament 800.000 anys, es produeix una entrada de fauna per via ultramarina, la qual comporta una certa substitució faunística. Descompareixen al menys quatre de les espècies de la fauna anterior (dos artiodàctils, un primat i un insectívor), i arriben almenys altres quatre espècies (un artiodàctil, un cànid, un primat i un rosegador), tot i que probablement més (3 espècies de llúdries). En aquest cas, doncs, es produeix un procés de 'renovació faunística', amb immigracions i extincions geològicament (i possiblement ecològicament) coetànies. El que aquí és tal volta més destacable és que, juntament amb les immigracions de mamífers, també hi arriben rèptils i amfibis, per bé que aquestes immigracions no semblen anar associades amb extincions de rèptils i amfibis de la fauna antiga.

Les dades que fins aquí hem presentat indiquen que, almenys per a les faunes i illes mediterrànies considerades, 1) la renovació faunística no és un procés continuat al llarg del temps geològic, 2) no sempre les extincions estan relacionades amb immigracions, 3) no sempre les immigracions estan relacionades amb extincions. L'únic procés de 'renovació faunística' que s'ha pogut detectar a les illes de la Mediterrània occidental durant el Pliocè i el Quaternari, exclosos els esdevinguts rera l'arribada dels humans, és el que afectà la fauna de mamífers al Biharià del massís cirno-sard. Un segon possible cas de

renovació faunística podria haver esdevingut al Pliocè superior de Menorca (Alcover et al., en premsa c).

La mateixa documentació paleontològica permet veure que l'existència d'un equilibri insular a les illes de la Mediterrània occidental no està documentada. L'equilibri insular implicaria el manteniment del nombre d'espècies al llarg del temps geològic. Implicaria també que els nombres d'espècies abans de l'arribada dels humans s'haurien d'haver mantingut rere la seva arribada. El cas més paradigmàtic d'inexistència de l'equilibri es troba a les Pitiüses, on la fauna del Pliocè i Pleistocè inferior és molt més rica que l'existent al Pleistocè superior, sense que s'hagi donat cap canvi geomorfològic a l'illa que hagi comportat una minva considerable de la seva extensió. Aquest canvi faunístic detectat a les Pitiüses va comportar un empobriment notable en la fauna de mamífers, rèptils i mol.luscs. D'altra banda, totes les illes de la mediterrània occidental han sofert canvis en el nombre d'espècies rera l'arribada dels humans i la seva fauna acompanyant. Aquests canvis han comportat increments en els nombres d'espècies de diferents grups de vertebrats (mamífers, rèptils i amfibis; veure Cheylan, 1984; Alcover i Mayol, 1981) i de mol.luscs a les diferents illes. Les dades que tenim sobre les faunes d'ocells suggereixen, en canvi, com veurem més a sota, que per als representants d'aquesta classe de vertebrats pot haver esdevingut el contrari: els canvis esdevinguts rere l'arribada dels humans haurien provocat decrements en els nombres i poblacions d'ocells.

Una crítica que tal volta es pot fer a l'aproximació que s'ha fet al problema és que a l'anàlisi feta tan sols s'han contemplat (fins ara) grups taxonòmics de capacitat dispersiva ultramarina més aviat baixa (mamífers no voladors, rèptils, amfibis i mol.luscs). Una segona crítica radica en que l'aproximació feta contempla el temps geològic, i no el temps a escala ecològica. Aquesta segona crítica no resulta gaire transcendent, car l'escala contemplada abasta l'escala ecològica. El que

realment seria discutible seria analitzar exclusivament la hipòtesi de l'equilibri insular a escala ecològica i a partir dels resultats fer inferències d'abast temporal més gran.

Pel que fa la primera crítica, l'anàlisi del problema de la renovació faunística esdevinguda al passat a grups tàxonòmics d'elevada capacitat dispersiva és complexa, i probablement irresoluble amb el grau actual de coneixements sobre les faunes autòctones insulars. Fins a un cert punt, es poden considerar els rèptils com a bons colonitzadors d'illes, ja que la seva capacitat dispersiva els ha permès colonitzar moltes illes del món. Així, l'anàlisi feta prèviament sobre rèptils a les illes de la Mediterrània occidental condueix a unes conclusions que podrien interpretar-se com la constatació de no-renovació faunística a un grup tàxonòmic d'elevada capacitat dispersiva. No obstant això, fent una interpretació més conservadora del que és una capacitat de dispersió elevada, tan sols dos grups de vertebrats presenten una capacitat dispersiva summament elevada, els quiròpters i, en major grau, els ocells. El registre fossilífer que en tenim a les illes és més aviat minso, sobretot en el cas dels quiròpters, i els problemes de representativitat de les faunes del passat que tenen els registres fossilífers coneguts són així mateix grans. En el cas dels ocells, les anàlisis de la relació A/S a les illes en el passat presenten una complicació afegida, donat que aquesta anàlisi s'ha de basar en el nombre d'espècies nidificants a les illes, i no en els migrants. Això implica que s'han d'establir primer criteris que permetin estimar si un fòssil trobat pertany a una espècie migratòria o a una espècie nidificant a una illa. Altrament, s'han de comparar mostres faunístiques representatives provinents de nivells diferents.

Tot i les grans dificultats existents per fer una anàlisi biogeogràfica de les espècies amb una elevada capacitat dispersiva, es possible presentar dues aproximacions al problema. La primera, basada en l'anàlisi de les ornitofaunes autòctones de les illes Hawaii. El registre paleontològic de les Hawaii, tot i que

incomplet, permet presentar una anàlisi d'una de les faunes sobre les quals es va edificar la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967). La segona, basada en l'anàlisi comparativa de les faunes actuals i fòssils del Pleistocè superior de les illes mediterrànies. L'ornitofauna fòssil de les illes mediterrànies es coneix raonablement millor que la de qualsevol altre arxipèlag del món, llevat de les Hawaii. L'ornitofauna autòctona, vivent o extinta, de les illes Hawaii està composta per no menys de 105 espècies, totes endèmiques llevat d'una, l'àguila marina (*Haliaeetus* sp.). El fet que totes sien endèmiques exclou que aquestes espècies puguin esser considerades com a no nidificants. La troballa de no menys de 35 i probablement no menys de 57 espècies fòssils (una xifra que s'incrementa a mesura que les recerques progressen), les quals cal considerar com a components de les faunes naturals (prehumanes) de les illes Hawaii, qüestiona directament tot l'edifici teòric realitzat per MacArthur i Wilson (1967) i altres autors sobre el qual es basa la teoria de la Biogeografia Insular (Olson i James, 1984). Les faunes prehumanes hawaiianes eren molt més riques que les actuals (un fet que no va saber predir la teoria de la biogeografia insular), i, tot i la migradesa de dades, a hores d'ara no s'ha documentat cap substitució faunística durant el Pleistocè i Holocè, abans de l'arribada dels humans (bé que tampoc s'ha documentat la inexistència de renovació faunística). Tanmateix, alguns autors arriben a la conclusió que la teoria de la biogeografia insular de MacArthur i Wilson (1967) seria vàlida per a aquells casos en que no se superpossassin fenòmens d'especiació als fenòmens d'immigració/extinció.

L'anàlisi de les ornitofaunes fòssils de les illes mediterrànies resulta més complex que el de les Hawaii. Això es deu a que a les illes mediterrànies el nombre d'endemismes és molt baix, per la qual cosa cal recórrer a criteris addicionals per establir quines restes fossilíferes representen ocells nidificants. Aquests criteris són exposats per Florit i Alcover (1987) i Alcover et al. (en premsa, d).

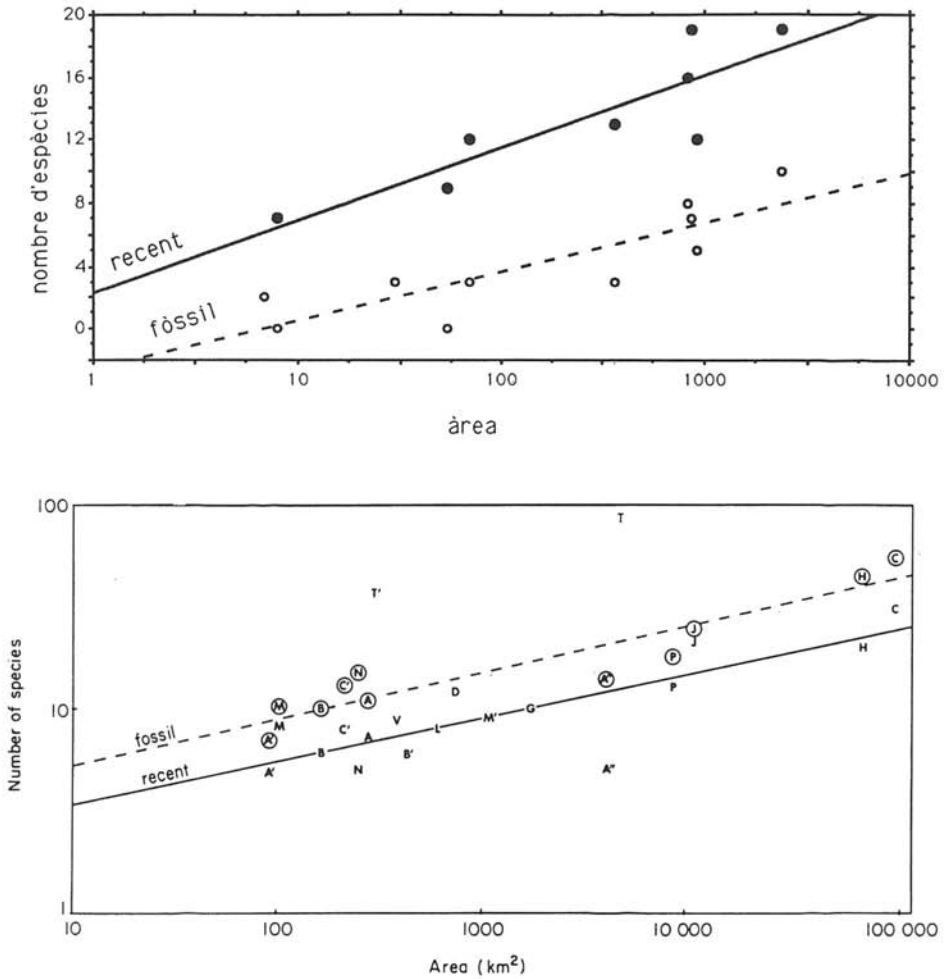


Figura 2. Corbes de regressió S/A per als mamífers a arxipèlags seleccionats. **A.** Illes de la Mediterrània (segons dades de Cheylan, 1984, i dades pròpies). **B.** Selecció d'Índies Occidentals (segons Morgan i Woods, 1986).

Figure 2. Logarithmic linear regression S/A for mammals in selected archipelagoes. A. Mediterranean islands (after Cheylan, 1984, and personal data). B. Selection of West Indian islands (after Morgan and Woods, 1986).

La poca presència d'endemismes, junt amb la relativa proximitat als continents de les diferents illes mediterrànies, permet excloure biaixos en la interpretació d'aquestes faunes que puguin ésser relacionats amb unes suposades restriccions a la teoria de la biogeografia insular degudes a l'especiació a les illes, tal com esdevé al cas de les Hawaii. L'estudi de la fauna fòssil provinent del jaciment d'Es Pouàs, Eivissa, apunta, tot i que no demostra, a que almenys entre fa 30.000 anys i fa uns 7.000 anys no es pot detectar cap 'renovació faunística', almenys per a una part considerable de la fauna trobada. Tanmateix, aquest segueix essent un punt obert, en el qual caldrà aprofundir en el futur.

Pel que fa a la relació existent en el passat entre l'àrea insular i el nombre d'espècies, les dades que es tenen són molt minses. La millor aproximació es pot fer a les illes de l'àrea Mediterrània. Quant la fauna de mamífers no voladors, Cheylan (1984) va presentar les dades corresponent a les faunes fòssils versus les faunes actuals. A la figura 2 presentam, per a una selecció d'illes mediterrànies, les dades de la regressió lineal entre el logaritme del nombre d'espècies de mamífers no voladors presents a les illes i el logaritme de l'àrea insular, tant per les faunes actuals com per a les faunes prehumanes. Cal dir, ademés, que les faunes actuals són producte d'immigracions molt recents d'espècies, posteriors a la colonització humana. De les faunes prehumanes només sobreviuen unes poques espècies (tres espècies de *Crocidura* i una de *Acomys*, Alcover et al., en premsa a). La lectura d'aquesta gràfica és il·lustrativa d'allò que ha esdevingut. Les faunes prehumanes de mamífers avoladors de les illes de la Mediterrània eren més pobres en espècies que les faunes actuals (veure també Alcover, 1980 per al cas concret de les Balears). Les faunes prehumanes contenien exclusivament espècies endèmiques de mamífers avoladors, mentre que a les faunes actuals la seva presència és molt minsa (Alcover et al., en premsa c). Quan es fa una anàlisi similar per a les faunes de rèptils i d'amfibis, els resultats són relativament

semblants. Les faunes fòssils contenien menys espècies que les actuals. Probablement totes les espècies herpetològiques que vivien a les illes mediterrànies abans de l'arribada dels humans eren endèmiques, mentre que actualment n'hi ha moltes, introduïdes pels humans, que no ho són. L'abast de l'extinció de la fauna herpetològica rera l'arribada dels humans no és, però, tan gran com l'esdevençuda als mamífers.

Tot i que no tenim prou dades per a totes les illes mediterrànies, les dades que disposem sobre la fauna de gastròpodes terrestres apunten en la mateixa direcció. Abans de l'arribada dels humans almenys a algunes illes mediterrànies (i probablement a totes) hi havia menys espècies que les que s'hi troben actualment (vgr., a Eivissa s'ha passat d'una fauna prehumana de 7 espècies a una fauna actual que conté 49 espècies, a Mallorca s'ha passat de 12 espècies a 72; Palmer et al., en premsa).

Per als ocells, el patró que tenim no resulta tan evident. En primer lloc, el registre no és tan complet com el que tenim per als mamífers. Probablement coneixem menys del 20% de les espècies que varen viure a les diferents illes mediterrànies durant el Pleistocè superior. Tampoc entre els ocells tenim un gran nombre d'espècies endèmiques insulars, que encara que no es trobassin en el registre fòssilífer documentarien estirpes que eren presents a les illes abans de la colonització humana. Per una altra banda, tal i com s'ha indicat més amunt, existeixen dificultats metodològiques per definir criteris de nidificació per a les espècies representades com a fòssils a les Balears. No obstant això, els resultats preliminars de l'estudi de la fauna d'ocells del Pleistocè superior i Holocè de Mallorca (depòsits de la Cova Nova, Cova des Moro, Cova de Moleta i altres) i d'Eivissa (Es Pouàs, Cova den Jaume Orat, Avenc den Cosmi i altres) i de Creta (Liko cave, Cova de Bate i altres) suggereixen que en aquestes illes existia una fauna més rica (demogràficament) i més diversa (amb un major nombre d'espècies) que la que hi viu actualment. Per

això, el patró de canvi faunístic seguit pels ocells rere la colonització de les illes mediterrànies pels humans sembla haver estat completament diferent del seguit pels mamífers terrestres (no voladors), els rèptils i els ocells. Així, mentre que el nombre d'espècies de mamífers no voladors, amfibis i rèptils s'ha vist incrementat rere l'arribada dels humans, el nombre d'espècies d'ocells segurament ha minvat a totes les illes mediterrànies. Els mamífers autòctons han sofert una gran extinció. L'extinció soferta per amfibis i rèptils ha estat limitada (però amb algunes característiques singulars). La fauna d'ocells de les illes mediterrànies va sofrir, rere l'arribada dels humans, un esdeveniment important tant d'extincions com de reducció de poblacions d'algunes espècies, acompanyat de l'arribada de nous immigrants, alguns dels quals han arribat a tenir una gran importància a l'actualitat. Les extincions d'ocells foren selectives. Afectaren principalment els ocells autòctons terrestres de les illes mediterrànies (vgr., *Athene cretensis* de Creta, *Anser* n. sp. d'Eivissa, *Rallus* n. sp. d'Eivissa), així com a diverses espècies de talla relativament gran. Les comunitats ornítiques existents a l'actualitat a les illes mediterrànies són molt diferents de les que hi existien abans de l'arribada dels humans.

Cheylan (1984) i Morgan i Woods (1986) presenten tots dos dues gràfiques on es mostren les relacions entre el nombre d'espècies i l'àrea insular, el primer per a les illes de la Mediterrània i el segon per a illes seleccionades de les Índies Occidentals. Per al primer, la corba de correlació A/S per a les espècies fòssils es troba per sota de la corresponent a les espècies vivents. Totes dues corbes presenten pendent diferent. Per als segons, esdevé el contrari: la corba de correlació A/S per a les espècies fòssils es troba per damunt de la corresponent a les espècies vivents. En realitat, les dues gràfiques s'han fet de forma diferent, de manera que enc que el fenomen que analitzen és el mateix i els patrons observats són els mateixos, la seva expressió gràfica és diferent. Als dos mega-arxipèlags viuen

en l'actualitat més espècies de mamífers que en el passat, bé que hi ha menys espècies autòctones, degut a que s'hi han extingit rere l'arribada dels humans. Cheylan (1984) construeix les seves corbes per als mamífers actuals a partir del nombre total d'espècies presents, les quals són totes introduïdes pels humans. Morgan i Woods (1986) construeixen la corba per als mamífers actuals a partir de les espècies autòctones, és a dir, dels endèmiques que hi han sobreviscut, deixant de banda les espècies introduïdes pels humans.

Rastreig de patrons de relacions ecològiques insulars

Es pot fer una aproximació a l'estructura i dinàmica de les comunitats fòssils insulars a partir del coneixement del paper ecològic de les espècies autòctones (endèmiques o no) de les illes (extingides o vivents). Les inferències sobre l'ecologia de les espècies extingides deriven bé d'estudis d'ecomorfologia, bé sobre estudis d'anatomia funcional.

L'estructura d'una comunitat es pot definir de formes molt diferents (Samuels i Drake, 1997). Simplificadament, les comunitats són definibles en termes de la proporcionalitat dels gremis que les formen. A partir d'aquí es pot avaluar la importància de les interaccions específiques en l'estructura de les comunitats. Tot i que aquesta avaluació es realitza sobretot a partir de l'estudi dels tàxons vivents, cada vegada més sovint apareixen aproximacions a l'estructura de les comunitats fòssils (Van Valkenburgh, 1995). Les illes presenten una avantatge adicional per a l'estudi de l'estructura de les comunitats, sobretot les illes petites i aïllades (allunyades de les regions d'origen de les seves biotes), per mor que els límits de la comunitat insular estan clarament limitats al territori insular. La majoria d'estudis sobre comunitats examinen realment només una part d'aquestes, generalment un o diferents gremis.

És operatiu definir en aquest punt, a grans trets, els principals gremis de vertebrats

Gremi	Exemple d'espècie insular modificada	Illa	Època
NECRÒFAGS	<i>Deinogalerix</i> ?	Gargano	Pliocè
SUPERDEPREDADORS	<i>Ornimegalonyx</i> <i>Harpagornis</i>	Cuba Nova Zelanda	Pleistocè-Holocè Pleistocè-Holocè
DEPREDADORS ESPECIALITZATS DE VERTEBRATS			
Teriòfags	<i>Tyto gigantea</i>	Gargano	Pliocè
Ornitòfags	<i>Circus dosemus</i>	Hawaii	Holocè
	<i>Gallistrix</i>	Hawaii	Holocè
Herpetòfags	<i>Spilornis holospilus</i>	Filipines	Recent
DEPREDADORS DE VERTEBRATS GENERALISTES			
	<i>Urocyon littoralis</i>	Illes Channel, Califòrnia	Holocè
DEPREDADORS D'INVERTEBRATS ESPECIALITZATS			
- Insectívors	<i>Solenodon</i> <i>Plesiorycteropus</i> ?	Cuba, La Hispaniola Madagascar	Recent Holocè
- Malacòfags	<i>Amphisbaena ridleyi</i>	Fernando de Noronha	Recent
	<i>Melamprosops</i>	Hawaii	Recent
DEPREDADORS D'INVERTEBRATS GENERALISTES			
	<i>Nesophontes</i> <i>Nesiotites</i>	Antilles Majors Gimnèsies, Còrsega, Sardenya	Holocè Pleistocè-Holocè

Taula 1. Principals gremis de consumidors secundaris entre els vertebrats.
Table 1. Main secondary consumers guilds within vertebrates.

des d'un punt de vista ecològic. Ens limitarem a definir aquests gremis per als vertebrats, ja que el desconeixement que tenim sobre els invertebrats és gran.

Des d'un punt de vista tròfic, les dues categories bàsiques en les quals s'inclouen tots els vertebrats són les de consumidors primaris i consumidors secundaris. Cadascuna d'aquestes categories inclou diferents gremis de vertebrats. Des d'un punt de vista ecològic, s'enten com a gremi un grup d'espècies que fan servir un mateix recurs en una forma similar (Simberloff i Dayan, 1991). Existeixen dificultats en definir els 'paleogremis', inherents a la condició de fòssils de moltes espècies. Per a l'establiment de la pertinença de

les espècies extingides als 'paleogremis' cal basar-se en dades d'anatomia comparada, morfologia funcional i ecomorfologia. Les espècies actuals són més fàcilment assignables a diferents gremis, ja que es pot analitzar directa o indirectament l'ús que fan dels recursos.

Les categories tròfiques (i espacials) que es consideraran dindre d'aquest treball es tracten a continuació. Aquestes categories s'han definit d'una forma ampla, poc restringida, per fer factibles les comparacions. Per als consumidors secundaris, les categories bàsiques que considerem es presenten i es defineixen a la taula 1 mentre que per als consumidors primaris aquestes categories són

Gremis	Exemples amb representació insular
FOLÍVORS	
Brostejadors terrestres	<i>Myotragus</i> , Moes
Brostejadors arborícoles	<i>Palaeopropithecus</i>
Pastadors	<i>Anser</i> , <i>Branta</i>
FLORÍVORS	
NECTARÍVORS	
	<i>Loxops</i> , <i>Drepanidus</i>
FRUGÍVORS	
Dispersors de llavors	<i>Raphus</i>
Depredadors de llavors	<i>Chloridops</i> , <i>Psittirostra</i>
GUMÍVORS	
	<i>Phaner</i>
OMNIVORS	
	<i>Apteribis</i>

Taula 2. Principals gremis de consumidors primaris entre els vertebrats.
Table 2. Main primary consumers guilds within vertebrates.

definides a la taula 2. Les categories presentades a aquestes dues taules representen una simplificació dels tipus generals de gremis que es poden trobar de vertebrats. Algunes espècies poden esser situades a diferents gremis, segons factors temporals (vgr., època de l'any) o atemporals (vgr., atzar). En aquest treball tan sols presentarem dades relatives a l'ocupació dels gremis dels superdepredadors a les illes i dels gremis dels consumidors primaris de talla mitjana i gran (bé que, sobre aquests darrers, es presentarà una visió molt general).

Donat que la talla corporal de les espècies té una relació clara amb la seva ecologia, per a dur a terme l'anàlisi que volem fer, és operatiu definir primer les classes de talla corporal sobre les quals més baix parlarem. No existeixen uns criteris únics, aplicables per a tots els vertebrats. Per als mamífers terrestres herbívors Owen-Smith (1988), Martin (1967) i Bourlière (1975) han establert criteris de

talla complementaris, que es faran servir en aquest treball d'una forma extensiva.

Tot i que existeix una bibliografia abundant sobre els canvis a la talla corporal dels vertebrats que es produeixen a les illes, no es disposa de cap anàlisi global sobre la distribució de talles corporals a les illes, similar a la que presenta Eisenberg (1981, fig. 43) per al conjunt de mamífers a tot el món. Una primera aproximació apunta a que els patrons de distribució de talles corporals són diferents a les illes i als continents. La presència de megavertebrats (és a dir, espècies que superin els 1000 kg de pes) a les illes és més aviat estranya, marginal. De fet, està limitada temporalment i espacialment. Es redueix a la presència d'alguns proboscídis a illes mediterrànies, orientals i de Califòrnia i d'una espècie d'hipopòtam a Madagascar.

A l'actualitat es disposa de poques anàlisis publicades de com es reparteixen les espècies insulars als diferents gremis. Alguns treballs a tenir en compte són els d'Alcover i

McMinn (1994), que estudien els superdepredadors, i Seguí i Alcover (en premsa), que fan una comparació entre la ocupació de diferents gremis ecològics a les illes de la Mediterrània occidental i les Hawaii.

Alcover i McMinn (1994) varen analitzar els patrons de depredació sobre vertebrats de talla mitjana i gran que es troben a les illes. Una suposició comuna als estudis de biogeografia insular és que hi ha pocs depredadors a les illes (Carlquist, 1965; Wallace, 1889; Williamson, 1981). En realitat, el que esdevé normalment a les illes és que manquen els mamífers depredadors, els carnívors. Els depredadors de vertebrats no manquen a totes les faunes insulars. La major part de les illes tenen, o tenien fins que foren colonitzades pels humans, depredadors de vertebrats que ocupen, o ocupaven, els nivells més elevats de les cadenes tròfiques, bé que molt pocs d'aquests depredador consumeixen, o consumeixen, vertebrats de talla gran (pes > 44 kg) i mitjana (pes > 5 kg). Alcover i McMinn (1994) varen presentar el registre de depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran. L'anàlisi presentada per aquests autors es basa tant en les faunes actuals com en les faunes ja extingides a les illes. Els patrons que es registren indiquen que a les illes oceàniques i para-oceàniques la presència de carnívors és molt reduïda. De fet, es redueix a la presència de tres espècies de cànids, 12 espècies de mustèlids i 10 espècies de vivèrrids. Entre aquestes espècies, els cànids poden haver depredat eventualment vertebrats de talla mitjana, els mustèlids probablement no hagin d'esser considerats com a depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran, mentre que entre els vivèrrids es troben alguns depredadors de vertebrats de talla gran.

En efecte, entre els cànids se sap que *Dusicyon australis* depredava sobre pingüins a les Illes Malvines (Nowack i Paradiso, 1983). A les illes Channel de Califòrnia, la guineu *Urocyon littoralis* depreda sobre petits vertebrats, bé que ocasionalment pot depredar sobre ocells marins de talla mitjana (Guthrie, 1992). *Cynotherium sardous* del

Pleistocè de Còrsega i Sardenya era segurament un depredador especialitzat en alimentar-se de les piques endèmiques *Prolagus sardus*, bé que se suposa que ocasionalment podia depredar sobre les cries de les daines endèmiques *Megaceros cazioti* (Eisenmann, 1990).

Els mustèlids insulars estan representats essencialment per espècies de la subfamília Lutrinae. Es tracta de llúdries que han pogut colonitzar diferents illes mediterrànies travessant els canals marins que les separen dels continents. Quasi totes aquestes llúdries són espècies aquàtiques (Willemsen, 1992), bé que n'hi ha hagut algunes que han evolucionat cap a una forma de vida més terrestre que la dels seus ancestres. Aquestes formes més terrestres degueren canviar la seva dieta, de peixos i mariscs a una que incloïa petits mamífers terrestres. Aquest sembla haver estat el cas d'almenys *Lutrogale cretensis*, del Pleistocè de Creta. De qualsevol forma, donada la seva talla corporal, és difícil que aquestes espècies evolucionades cap a un estil de vida més terrestre depredassin sobre vertebrats terrestres de talla mitjana i gran.

Els vivèrrids són presents a dues illes oceàniques, Madagascar (on es troben almenys 8 espècies) i Sulawesi (on una espècie és present). La majoria d'espècies de vivèrrids insulars depreden sobre vertebrats de talla petita, bé que diverses espècies malgates ocasionalment poden depredar sobre vertebrats de talla mitjana. Només dues o tres espècies clarament depreden sobre vertebrats més grans. Per un costat tenim les fosses de Madagascar (la vivent *Cryptoprocta ferox* i l'extinta *C. spelaea*, tal volta coespecífica amb l'anterior). Les fosses vivents depreden sobre tota casta de lèmurs de talla mitjana. La forma extingida, la fossa geganta, pot haver depredat sobre els grans prosimis extints de Madagascar, i fins i tot sobre les cries dels hipopòtams nans (*Hippopotamus lemerlei*) (Lamberton, 1939). A Sulawesi la civeta gran, *Macrogalidia muschenbroekii*, el major vivèrrid vivent després de la fossa, depreda sobre

Espècie	Illa	Època
<i>Aquila chrysaetos</i>	Mallorca	Quaternari
<i>Aquila chrysaetos szimurgh</i>	Creta	Quaternari
<i>Aquila sp. cf. Aquila heliaca</i>	Còrsega-Sardenya	Quaternari
<i>Aquila sp.</i>	Madagascar	Quaternari
<i>Harpagornis moorei</i>	Nova Zelanda	Holocè
<i>Haliaaetus albicilla</i>	Eivissa	Quaternari
<i>Haliaaetus sp. aff. Haliaaetus albicilla/leucocephala</i>	Illes Hawaii	Holocè
<i>Haliaaetus vociferoides</i>	Madagascar	Recent
<i>Haliaaetus sanfordi</i>	Illes Solomon	Recent
<i>Haliaaetus australis</i>	Illes Chatham	Quaternari
<i>Pithecophaga jefferyi</i>	Illes Filipines	Recent
<i>Stephanoaetus mahery</i>	Madagascar	Quaternari
<i>Garganoaetus freudenthali</i>	Gargano	Pliocè
<i>Titanohierax borraasi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Tyto riveroi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Tyto gigantea</i>	Gargano	Pliocè
<i>Bubo osvaldoi</i>	Cuba	Quaternari
<i>Ornimegalonyx oteroi</i>	Cuba	Quaternari

Taula 3. Ocells depredadors insulars de vertebrats de talla mitjana i/o gran
Table 3. Insular avian predators of middle- and large-sized vertebrates.

vertebrats de talla petita i mitjana (Nowak i Paradiso, 1983).

El gremi dels depredadors de vertebrats de talla mitjana i gran està, doncs, molt pobrement ocupat entre els mamífers. De fet, només quatre de les vint-i-cins espècies de mamífers carnívors insulars que es coneixen (veure Alcover i McMinn, 1994, taula 1) depreden habitualment sobre vertebrats de talla mitjana o gran, mentre que almenys altres dues espècies poden depredar ocasionalment sobre vertebrats de talla mitjana. Aquestes xifres són prou indicatives de la poca representació dels mamífers en el gremi dels superdepredadors a les illes.

Entre els rèptils insulars es coneixen també uns pocs depredadors de vertebrats de talla mitjana o gran. A l'illa de Nova

Caledònia va viure l'enigmàtic cocodril extint *Mekosuchus inexpectatus*. D'acord amb Buffeteaut (1983) aquesta espècie estava adaptada a una forma de vida més terrestre que els seus ancestres continentals. Encara que es pugui pensar que un cocodril terrestre hauria de depredar sobre vertebrats de mida mitjana o gran, sembla que aquesta espècie s'alimentava bàsicament de gasteròpodes.

Tot i que els llargandaixos i les serps han colonitzat un gran nombre d'illes, n'hi ha pocs que es puguin considerar com a depredadors significants de vertebrats de talla mitjana o gran. El cas més notable és el del varà de Komodo, *Varanus komodoensis*, amb una llargària corporal de més de 3 m, que viu a les illes de Komodo, Flores, Rintja i Padar, i alguns illots propers. Hooijer (1972) va trobar

restes d'un varà tan llarg com el de Komodo a l'illa de Timor. Es pensa que en el passat els varànids de talla gran podrien haver depredat sobre les cries dels estegodonts nans, coneguts a Flores i Timor. La combinació d'uns saures, de procedència probable australiana, amb uns proboscídis, que procedien de la regió oriental, pot haver originat un patró de depredació molt peculiar, únic arreu del món.

De qualsevol forma, els depredadors insulars per excel·lència es troben entre els ocells (Alcover i McMinn, 1994). Aquesta és una característica de les faunes insulars més típiques. Els ocells han estat capaços de colonitzar illes remotes on no han pogut arribar ni mamífers ni rèptils grans. Als nivells més alts de les piràmides ecològiques de les illes sovint només hi ha ocells. Sovint el gremi dels superdepredadors es troba monopolitzat pels ocells. Als continents aquest gremi és compartit amb els mamífers terrestres, els quals sovint són els que dominen aquest gremi. Els ocells són els depredadors més comuns de petits vertebrats a les illes i de vegades també depreden sobre vertebrats de talla mitjana i gran.

A la taula 3 es presenten els ocells depredadors de vertebrats de mida mitjana o gran de les illes oceàniques o para-oceàniques del món. Els depredadors diürns s'inclouen en quatre categories: la primera inclou les àguiles vertaderes (*Aquila*) i un gènere estretament relacionat (*Harpagornis*). El segon grup inclou falcons buteonins gegants de diversos gèneres. El tercer, les àguiles marines i el quart les àguiles caçadores de mamífers arborícoles.

Les espècies d'àguiles vertaderes es coneixen al registre fòssilífer de diferents illes mediterrànies, on depredaven sobre els remugants endèmics. *Harpagornis moorei*, de Nova Zelanda, estretament relacionada amb les àguiles vertaderes (Holdaway, 1991), pesava més de 13 kg i capturava moes (els grans ocells cursorials que en el passat ocupaven a Nova Zelanda el gremi dels herbívors) de talla relativament gran (80-100 kg).

Tant a les Índies Occidentals com a les illes fòssils del Pliocè de Gargano es coneixen falcons buteonins que assolien la mida de les àguiles grans. Pertanyen als gèneres endèmics *Titanohierax* (Antilles) i *Garganoaetus* (Gargano). Aquests falcons depredaven sobre els mamífers endèmics de talla gran dels dos arxipèlags (rosegadors i desdentats a les Antilles, insectívors, rosegadors i artiodàctils a Gargano). L'existència de falcons buteonins gegantins a aquests dos arxipèlags representa un cas de convergència notable al gremi dels superdepredadors, i ens il·lustra sobre la rigidesa dels patrons ecològics insulars.

Un tercer grup d'ocells de presa diürna inclou espècies del gènere *Haliaeetus*. Es troben espècies endèmiques insulars o no endèmiques a diferents illes del món (veure taula 3). Les àguiles marines són essencialment depredadores d'ocells voladors de mida mitjana (diferents espècies de Procellariiformes, Charadriiformes i Anseriformes). En el passat sembla que han tengut una gran importància a illes mancades de mamífers terrestres, on els ocells monopolitzaven quasi tots els gremis ecològics.

El quart grup taxonòmic de grans depredadors diürns insulars comprèn espècies depredadores bàsicament d'espècies folívores arborícoles. Dintre d'aquest grup es troba l'àguila menjadora de monèies de Filipines, *Pithecophaga jefferyi*, una espècie probablement relacionada amb les harpies. Aquesta àguila s'alimenta de monèies i de lèmurs voladors. *Stephanoaetus mayeri* de Madagascar depredava probablement sobre lemúrids arborícoles (Goodman, 1994a i b).

El segon grup d'ocells depredadors de vertebrats de mida mitjana i gran està format per ocells nocturns, estrigiformes. Les aus de presa nocturnes estan molt ben representades a les illes. Han colonitzat fins i tot les illes Hawaii, on va evolucionar un gènere endèmic (*Gallitrix*) especialitzat en menjar ocells (Olson i James, 1991). Entre els ocells estrigiformes, a algunes illes es troben algunes espècies de mida molt gran, totes extingides, les quals depredaven sobre alguns grans mami-

fers insulars. Les talles majors d'estrigiformes insulars es troben a illes amb mamífers, les quals no són les més allunyades dels continents. Així, a les Antilles es troben diverses espècies de mida gran del gènere *Tyto*, una del gènere *Bubo* i quatre espècies del gènere endèmic *Ornimegalonyx*. Aquest darrer gènere inclou els mussols majors que mai han viscut sobre la terra. *Ornimegalonyx oteroi* feia 1,1 m d'altura, i presenta les urpes més robustes que es coneixen a un mussol. A les illes fòssils de Gargano s'han descrit diferents espècies d'òlibes de talla molt gran.

L'absència de mamífers carnívors a la majoria de les illes oceàniques i paraoceàniques del món, i l'existència a les illes d'una oferta de recursos alimenticis diferent de la que existeix al continent, han condicionat conjuntament l'evolució de les espècies vertebrades insulars. A les illes s'han originat endemismes a tots els gremis ecològics. Els mateixos gremis s'han de definir ocasionalment a les illes de forma diferent de com es defineixen als continents. La singularitat de l'ecologia de les illes es pot detectar, en conseqüència, a partir de l'existència d'endemismes insulars peculiars. El fet que sia possible definir patrons evolutius clars a les illes (vgr., canvis a la mida, canvis a l'estructura de l'esquelet locomotor, etc.) reflecteix que hi ha trets ecològics especials a les illes, els quals es repeteixen arreu del món.

Una volta analitzats els superdepredadors insulars, presentarem una breu anàlisi d'un altre gremi ecològic, el dels herbívors de talla gran (i mitjana). L'herbivoria és una estratègia tròfica que comporta consumir qualsevol part d'una planta. Algunes parts de les plantes, tals com els fruits, són més nutritives i contenen menys fibres que altres (tals com les fulles i les tiges). Les plantes es defensen dels herbívors de moltes maneres (vgr., mitjançant defenses a les parets cel·lulars, desenvolupant estructures defensives tals com espines, generant substàncies secundàries -tals com alcaloids, terpenoids, glicògens cianogènics o tanins- que són tòxiques per als herbívors, o acumulant productes

durs indigeribles -tals com sílice- a les fulles o/i a les tiges), però moltes també els han de menester per poder-se reproduir d'una manera eficient. Les interaccions entre les plantes i els animals són complexes (veure Traveset, aquest volum). Malgrat les dificultats imposades per les plantes, els animals tenen molts d'avantatges emprant les plantes com a fonts d'alimentació. Les plantes no es mouen i són una font d'alimentació relativament molt abundant. Tant als continents com a les illes els herbívors juguen un paper molt important, bé que la disharmonia taxonòmica i ecològica de les illes respecte els continents és notable.

En efecte, a les illes oceàniques i paraoceàniques els gremis de consumidors primaris, igual que el gremi de superdepredadors, solen estar ocupats prioritàriament per ocells. No obstant això, hi ha diverses excepcions. Les illes relativament properes als continents han estat colonitzades sovint per diferents espècies de mamífers herbívors. Els mamífers herbívors que es troben a diferents illes oceàniques i paraoceàniques s'inclouen bàsicament als ordres dels Primats, Rosegadors, Quiròpters (Megachiroptera) i, en una menor mesura, Proboscídis i Artiodàctils. És notable l'absència de Perisodàctils a les illes. Els Perisodàctils són un ordre que inclou alguns dels herbívors més eficaços, amb importants adaptacions dentàries i digestives a un règim vegetarià. A les illes sense mamífers el gremi dels herbívors o bé està monopolitzat pels ocells o bé aquests el comparteixen amb alguns rèptils.

Els mamífers han colonitzat un bon nombre d'illes del món. Alcover et al. (en premsa, a) registren mamífers endèmics insulars a 280 illes. Si excloem les rates pinyades, presents pràcticament a totes les illes del món, els mamífers terrestres (no voladors) presenten una capacitat colonitzadora limitada (vegeu la figura 3). La distància màxima d'immigració varia segons els diferents ordres de mamífers. Per als diferents ordres s'ha pogut establir una distància lliard d'immigració, per sobre de la qual no es troben representants insulars. Per davall d'aquests

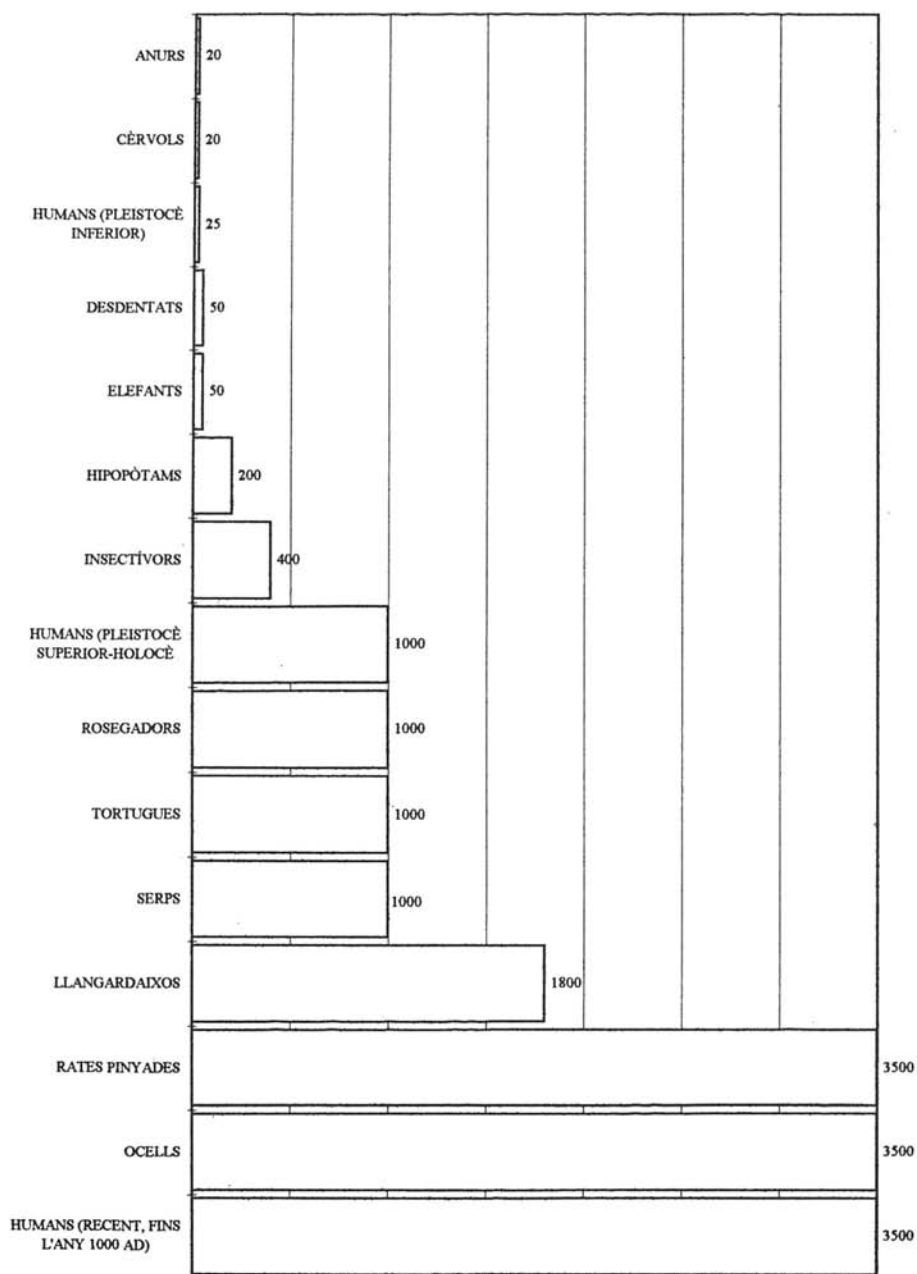


Figure 3. Espectres de dispersió ultramarina de diferents grups d'animals. Es presenta la distància màxima estimada de canal marí travessat.

Figure 3. Overseas dispersion range for different groups of animals. The maximum estimate overseas distance covered for each group is presented.

Illa	Gèneres presents	Ordre	Època
Cuba	<i>Megalocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Mesocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Neomesocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Miocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Neocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Habanocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Imagocnus</i>	Edentata	Miocè
	<i>Paralouatta</i>	Primates	Quaternari
La Hispaniola	<i>Parocnus</i>	Edentata	Quaternar
	<i>Synocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Antillothrix</i>	Primates	Quaternari
	<i>Quemisia</i>	Rodentia	Quaternari
La Tortuga	(no descrits)	Edentata	Quaternari
Puerto Rico	<i>Acratocnus</i>	Edentata	Quaternari
	<i>Puertoricomys</i>	Rodentia	Quaternari
	<i>Elasmodontomys</i>	Rodentia	Quaternari
Jamaica	<i>Xenothrix</i>	Primates	Quaternari
	<i>Clidomys</i>	Rodentia	Quaternari
Anguilla	<i>Amblyrhiza</i>	Rodentia	Quaternari
St Martin	<i>Amblyrhiza</i>	Rodentia	Quaternari
Curaçao	<i>Paulocnus</i>	Edentata	Quaternari
Madagascar	<i>Mesopropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Archaeoindris</i>	Primates	Quaternari
	<i>Babakotia</i>	Primates	Quaternari
	<i>Paleopropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Archaeolemur</i>	Primates	Quaternari
	<i>Hadropithecus</i>	Primates	Quaternari
	<i>Pachylemur</i>	Primates	Quaternari
	<i>Megaladapis</i>	Primates	Quaternari
	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Wrangel	<i>Mammuthus</i>	Proboscidea	Quaternari
Cyclades	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
Creta	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari
	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Karpathos	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Kasos	<i>Candiacervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Xipre	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
	<i>Phanourios</i>	Artiodactyla	Quaternari
Sicília	<i>Elephas</i>	Proboscidea	Quaternari
Malta	<i>Hippopotamus</i>	Artiodactyla	Quaternari

Illla	Gèneres presents	Ordre	Època
Sardenya	<i>Megaloceros</i>	Artiodactyla	Pleistocè
	<i>Nesogoral</i>	Artiodactyla	Pliocè
	<i>Sus</i>	Artiodactyla	Pliocè
	<i>Macaca</i>	Primates	Pliocè
	<i>Oreopithecus</i>	Primates	Miocè
	<i>Maremma</i>	Artiodactyla	Miocè
Baccinello	<i>Maremma</i>	Artiodactyla	Miocè
	<i>Thyrrenotragus</i>	Artiodactyla	Miocè
	<i>Oreopithecus</i>	Primates	Miocè
Gargano	<i>Hoplitomeryx</i>	Artiodactyla	Pliocè
Gimnèsies	<i>Myotragus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Menorca	cf. <i>Alilepus</i>	Lagomorpha	Pliocè
Eivissa	<i>Thyrrenotragus</i> (no descrit)	Artiodactyla	Miocè
		Artiodactyla	Miocè
Ryukyu	<i>Cervus</i>	Artiodactyla	Quaternari
	<i>Capreolus</i>	Artiodactyla	Quaternari
Illes Channel (Califòrnia)	<i>Mammuthus</i>	Proboscidea	Quaternari
Sulawesi	<i>Bubalus</i>	Artiodactyla	Recent

Taula 4. Illes amb mamífers herbívors de talla mitjana/gran
Table 4. Islands containing middle- and large-sized herbivorous mammals

llindars es possible trobar representants de cada ordre a diferents illes, bé que la seva presència depèn de diferents factors (vgr., regió biogeogràfica, atzar, etc.).

Com a conseqüència de la capacitat colonitzadora dels mamífers, moltes illes relativament properes als continents han hostajat mamífers herbívors de mida mitjana i gran (veure taula 4). Diverses espècies han evolucionat a aquestes illes originant formes endèmiques insulars sovint molt modificades. Dintre dels mamífers herbívors insulars, alguns tàxons presenten un gran nombre d'apomorfies. Alguns exemples de tàxons d'herbívors altament modificats com a conseqüència de la seva evolució insular són diversos desdentats i primats de les Antilles,

els proboscídis nans, diversos prosímids de Madagascar, alguns hipopòtams nans, el gran simi *Oreopithecus bambolii* de les illes fòssils de Maremma (Itàlia), *Hoplitomeryx* de Gargano, i diversos remugants nans (com, per exemple, *Candiacervus cretensis*, i *Myotragus balearicus*). Totes aquestes espècies han estat producte de processos evolutius esdevinguts sota unes condicions ecològiques particulars. Com a tals, són testimonis inequívocs de la peculiar ecologia de les illes on vivien en el passat (abans que aquestes fossin colonitzades pels humans).

A l'illa de Madagascar el paleogremi dels herbívors de talla mitjana/gran estava ocupat, a més de per ocells, per una gran varietat de prosímids, bé que també s'hi troben

hipopòtams nans. Entre els prosímis extingits es troben els grans *Megaladapis*, que eren folívors arboris que s'enfilaven pels troncs dels arbres, talment com ho fan els koales australians. *Paleopropithecus* i *Babakotia* eren gèneres de prosímis malgatxes que vivien als arbres on es desplaçaven com els actuals perososos sudamericans. A Madagascar vivien també primats terrestres, tals com els *Hadropithecus*, convergents en certa mesura amb els babuins. Totes aquestes espècies reflecteixen comunitats ecològiques diferents de les actuals, amb una major importància dels folívors arboris (Fleagle, 1988).

Les Antilles Majors també contenien comunitats de mamífers herbívors molt peculiars. A Cuba, La Hispaniola i Jamaica s'han trobat restes d'espècies endèmiques de Primats de la família també endèmica Xenotrichidae (MacPhee, 1996). *Xenotrix mcgregori* de Jamaica és una monèia estranya amb una dentició reduïda, la qual reflecteix probablement una adaptació alimentícia particular encara desconeguda. *Antillothrix bernensis* de La Hispaniola pot haver estat una monèia de talla relativament gran. *Paralouatta varonai* és una Xenotrichidae gran d'aspecte similar a les monèies uduladores però adaptada a un estil de vida més terrestre, talment com la dels langurs o la dels extints *Hadropithecus* malgatxes. Les monèies són actualment inexistents a les Antilles. Tot i que havien d'exercir un paper ecològic ben peculiar dintre de les paleocomunitats antillanes, els herbívors per excel·lència de les Antilles es troben entre els desdentats i els rosegadors, trobant-se entre els primers els més peculiars. Els desdentats de les Antilles estan pendents de revisió. Se sap, però que a Cuba i a La Hispaniola vivien espècies arborícoles i terrestres, mentre que a Puerto Rico aparentment només vivia una forma arborícola. Tot i que la seva alimentació ens és desconeguda, la peculiar dentició d'almenys una de les espècies, *Megalocnus rodens* de Cuba, suggereix interaccions peculiars amb la vegetació de l'illa.

Un altre cas d'evolució insular que testimonia unes peculiars relacions ecològiques és el de *Oreopithecus bambolii*. Es tracta d'un simi antropomorfe insular del Miocè de la Maremma, descendent dels *Dryopithecus* continentals, relacionats amb els orangutans actuals (Moyà i Köhler, 1997). Es tracta d'un hominoideu que va evolucionar sota condicions d'insularitat, i que presenta adaptacions particulars a la vida a un medi insular. Els ancestres de *Oreopithecus* eren arborícoles i es desplaçaven mitjançant braquiació. Hi ha pocs dubtes que passaven molt de temps i s'alimentaven als arbres. *Oreopithecus*, per contra, caminava dret, talment com els humans. La marxa bípeda fou possible a un ambient mancat de depredadors, i degué permetre l'accés a nous recursos tròfics, diferents dels que consumien els seus ancestres (Köhler i Moyà, 1997). De fet, la dentició de *Oreopithecus* és tan peculiar que fins i tot hi ha autors que no consideren que sia un antropomorfe.

Diferents illes del món han estat colonitzades per proboscídis. L'arribada a una illa i la consolidació d'una població d'elefants amb poc dubtes ha hagut de representar un impacte molt fort sobre la vegetació. Els proboscídis que han colonitzat les illes han evolucionat modificant la seva talla corporal cap a mides més reduïdes. Les formes més petites s'han trobat al Pleistocè medi de Sicília, i al Pleistocè superior de Tylos (Sondaar, 1977). Corresponen a elefants que en estat adult feien menys d'un metre d'alçària a la creu. Molts dels elefants nans insulars presenten modificacions a l'estructura de les dents que suggereixen adaptacions a alimentació de caràcter més abrassiu que la dels elefants continentals (Mol et al., 1996).

Entre els artiodàctils es troben també diferents herbívors insulars. Alguns bòvids antilopins i caprins han evolucionat adaptant la seva dentició a un règim de caràcter més abrassiu que el que tenen als continents (que ja ho és molt!). El cas extrem és *Myotragus balearicus* de Mallorca i Menorca. Aquesta espècie presentava una dentició altament

Illla	Espècie	Època
Menorca	<i>Cheirogaster gymnesica</i>	Pliocè
Mallorca	<i>Cheirogaster</i> sp.	Miocè
Pitiüses	<i>Cheirogaster</i> sp.	Pliocè, Pleistocè inferior
Malta	<i>Cheirogaster robusta</i>	Pleistocè inferior?
Tenerife	<i>Geochelone burchardi</i>	Pliocè
Gran Canària	<i>Geochelone vulcanica</i>	Pliocè
Fuerteventura	<i>Geochelone</i> sp.	Pliocè
Sombrero	<i>Geochelone sombreroensis</i>	Pleist. Sup.
Barbados	<i>Geochelone</i> sp.	Pleist. Sup.
Cuba	<i>Geochelone cubensis</i>	Pleist. Sup.
Mona	<i>Geochelone monensis</i>	Pleist. Sup.
Anguilla	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè
Madagascar	<i>Geochelone grandidieri</i>	Pleist. Sup.
Aldabra	<i>Geochelone gigantea</i>	Recent
Seychelles	<i>Geochelone elephantina</i> , <i>G. arnoldi</i>	Recent (extingides)
Sulawesi	<i>Geochelone margae</i>	Pleistocè
Timor	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè inferior
Galápagos	<i>Geochelone elephantopus</i>	Recent
Ryukyu	<i>Geochelone</i> sp.	Pleistocè
Nova Caledònia	<i>Meiolania platyceps</i>	Pleistocè
Illes Loyalty	<i>Meiolania</i> sp.	Pleistocè
Walpole	<i>Meiolania mackayi</i>	Pleistocè

Taula 5. Tortugues insulars de talla mitjana/gran.
Table 5. Middle-and large-sized insular tortoises.

modificada (Bover i Alcover, en premsa) i era capaç d'alimentar-se de plantes considerades verinoses (Alcover et al., en premsa b).

De qualsevol forma, donada la seva limitada capacitat dispersiva, el gremi dels herbívors de talla mitjana/gran només està ocupat per mamífers a relativament poques

illes, les quals són properes als continents. Les illes més allunyades estan mancades de grans mamífers herbívors. En aquestes illes el gremi dels herbívors de talla mitjana/gran està ocupat per rèptils o per ocells.

Entre els rèptils actuals l'únic grup que presenta un bon nombre d'espècies herbívo-

Illa	Espècie	Família	Estatus
Komodo, Rintja, Padar	<i>Varanus komodoensis</i>	Varanidae	Vivent
Flores	<i>Varanus</i> sp.	Varanidae	Extint
Galápagos	<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	Iguanidae	Vivent
	<i>Conolophus pallidus</i>	Iguanidae	Vivent
	<i>Conolophus subcristatus</i>	Iguanidae	Vivent
Puerto Rico	<i>Cyclura pinguis</i>	Iguanidae	Descomp.
Anegada	<i>Cyclura pinguis</i>	Iguanidae	Vivent
La Hispaniola	<i>Cyclura cornuta</i>	Iguanidae	Vivent
Bahamas	<i>Cyclura</i> sp.	Iguanidae	Descomp.
Angel de la Guarda	<i>Sauromalus hispidus</i>	Iguanidae	Vivent
San Esteban	<i>Sauromalus varius</i>	Iguanidae	Vivent
Nova Zelanda	<i>Hoplodactylus delcourti</i>	Gekkonidae	Extint
Rodríguez	<i>Phelsuma gigas</i>	Gekkonidae	Extint
Nova Caledònia	<i>Rhacodactylus leachianus</i>	Gekkonidae	Vivent
	<i>Proboscincus courti</i>	Scincidae	Vivent
Illes Loyalty	<i>Proboscincus garnieri</i>	Scincidae	Vivent
Canàries	<i>Gallotia goliath</i> [=maxima] [=simonyi?]	Lacertidae	Extint [vivent?]
Cap Verd	<i>Macroscincus coctei</i>	Scincidae	Extint
Solomon	<i>Corucia zebrata</i>	Scincidae	Vivent
Ryukyu	<i>Eumeces kishinouyei</i>	Scincidae	Vivent

Taula 6. Saures de gran talla presents a illes vertaderes. El llistat inclou una mostra de les espècies que presenten una llargària del musell a la cloaca de més de 30 cm.

Table 6. Insular middle- and large-sized saurians. This list includes only a sample of species with a snout vent length > 30 cm.

res és el dels quelonis. Szarski (1962) considera que la raó per la qual no s'ha donat una radiació de saures herbívors als continents s'ha de relacionar amb el fet que aquests rèptils no han desenvolupat les característiques necessàries per a una explotació eficient de les plantes: mecanismes de capolament amb les mandíbules, una temperatura corporal constant elevada, i una flora estomacal sim-

biòtica per digerir la cel·lulosa. Aquestes deficiències no s'haurien pogut superar per causa dels depredadors. Només les espècies que han desenvolupat estructures òssies per defensar-se dels depredadors (tals com les tortugues) o les que viuen als ambients insulars mancats de mamífers depredadors podrien haver desenvolupat estratègies tròfiques herbívores.

En efecte, a diferents illes es troben rèptils insulars que exerceixen una pressió gens menyspreable com a consumidors primaris. Aquest és el cas de les tortugues de mida gran. A diferents illes arreu del món han evolucionat tortugues de mida relativament gran (taula 5). Aquest és el cas de les Galápagos, d'Aldabra, Seychelles, diverses illes de la Wallacea, les Ryukyu, així com de les illes Canàries, diferents illes mediterrànies (Malta, Menorca, Mallorca, Eivissa, Formentera). Les tortugues de mida gran han prosperat a illes no massa allunyades dels continents on no es troben mamífers herbívors. Les dades faunístiques que tenim apunten a que pot existir una certa incompatibilitat ecològica entre les tortugues insulars de talla gran i els mamífers herbívors de talla gran (artiodàctils, desdentats, proboscídis i ocasionalment rosegadors i primats), la qual probablement és més gran quan més petita és l'illa. En efecte, les illes que contenen tortugues de talla gran no solen contenir artiodàctils. Dues possibles excepcions poden ésser els casos d'Eivissa (on pot haver conviscut una tortuga de mida gran amb un caprí, bé que cal confirmar la coexistència d'aquests dos tàxons) i les illes Ryukyu (on pot haver conviscut una tortuga de mida relativament gran amb un cèrvid). A La Hispaniola es coneixen restes fòssils d'una tortuga de talla mitjana al Pleistocè superior, a un moment en que a l'illa vivien desdentats i rosegadors de mida gran. A Timor una tortuga de gran talla procedeix dels mateixos nivells del Pleistocè inferior d'on provenen restes d'un estegodont nan. A Madagascar, amb una gran diversitat de primats herbívors terrestres, es coneixen també les restes d'una tortuga terrestre de gran mida. A l'illa de Menorca, una tortuga geganta va conviure amb una llebre de gran talla corporal. Les interaccions precises entre totes aquestes espècies ens són desconegudes.

Els saures insulars en repetides ocasions han evolucionat incrementant la seva talla corporal. Sovint un increment de la talla corporal es relaciona amb (i probablement és conseqüència de) un canvi en la dieta. Els ani-

mals més grans poden explotar recursos energèticament més pobres que els més petits (Rand, 1978). Els lacèrtids, gecònids i escincídis insulars de talla gran (taula 6) solen ésser herbívors. Es poden considerar com els representants del gremi dels herbívors de talla mitjana, que aprofiten l'oferta de recursos disponible a les illes que estan mancades de mamífers herbívors de talla mitjana. En un cas, el de la iguana marina de les Galápagos, l'evolució insular ha originat una espècie de saure que cerca el seu aliment a la mar, consumint recursos a 10 m de fondària i més. Aquesta espècie s'ha considerat com el saure herbívor més improbable (Rand, 1978).

Talment, però, com esdevé entre els superdepredadors, habitualment a les illes més allunyades dels continents el gremi dels herbívors de mida mitjana/gran és essencialment, i de vegades exclusivament, ocupat per ocells. Dintre dels gremis potencials d'herbívors (taula 2), els ocells nectarívors i granívors no són de talla gran. Els ocells herbívors de talla mitjana i essencialment els de talla gran són bàsicament folívors. Als continents es troben ben representats els ocells que consumeixen fruits, llavors, i, a les zones tropicals, nèctar, però hi ha molt pocs ocells folívors. De fet, tot i que la folivòria és rara als ocells (menys d'un 3% de les espècies vivents d'ocells són folívors), són coneguts bastants de casos d'espècies folívores insulars extingides, tals com els moanals de les Hawaii i els moes de Nova Zelanda.

Morton (1978) considera que la raó per la qual hi ha tan pocs ocells que sien folívors obligats radica en que l'extracció d'energia de les fulles requereix un temps de retenció relativament llarg, de manera que les fulles han d'ésser menjades en grans quantitats i emmagatzemades en un gran espai emmagatzemador al conducte alimentari. Això és el que permet que es pugui donar una digestió bacteriana simbiòtica de la cel·lulosa. El pes de la quantitat gran de fulles que cal procesar per obtenir energia és un desavantatge molt gran per al vol, i aquesta hauria estat la causa que entre els ocells continentals no s'haguessin

Illa	Espècie
Madagascar	<i>Mullerornis agilis</i> <i>Mullerornis betsilei</i> <i>Mullerornis rudis</i> <i>Aepyornis gracilis</i> <i>Aepyornis hildebrandti</i> <i>Aepyornis maximus</i> <i>Aepyornis medius</i>
Fiji	<i>Megapodius</i> sp.
Hawaii	<i>Thambetochen chauliodous</i> <i>Thambetochen xanion</i> <i>Chelychelynechen quasus</i> <i>Ptaiochen pau</i> <i>Branta sandvicensis</i> <i>Branta hylobadistes</i> <i>Geochen ruax</i>
Nova Caledònia	<i>Megapodius molistructor</i> <i>Sylviornis neocaledoniae</i> <i>Porphyrio kukwiedei</i> <i>Rhynchotus jubatus</i> <i>Rhynchotus kukwiedei</i>
Nova Zelanda	<i>Anomalopteryx didiformis</i> <i>Dinornis giganteus</i> <i>Dinornis novaezealandiae</i> <i>Dinornis struthoides</i> <i>Emeus crassus</i> <i>Euryapteryx curtus</i> <i>Euryapteryx geranoides</i> <i>Megalapteryx didinus</i> <i>Pachyornis australis</i> <i>Pachyornis elephantopus</i> <i>Pachyornis mappini</i> <i>Cnemiornis calcitrans</i> <i>Cnemiornis gracilis</i> <i>Aptornis defossor</i> <i>Aptornis otidiformis</i>
Nova Caledònia	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>
Malta	<i>Cygnus falconeri</i>
Eivissa	<i>Anser</i> sp.

Taula 7. Ocells herbívors insulars de talla mitjana i gran.

Table 7. Island middle- and large-sized herbivorous birds.

originat quasi ocells que sien folívors obligats. Les pressions selectives haurien potenciat el vol en detriment de la folivoria. A les illes, però, on els grans mamífers depredadors no hi són, la selecció natural hauria permès els ocells emprar un recurs abundant i fàcil d'obtenir, que els està vedat als continents. De fet, la presència d'ocells folívors en relativa abundància en el passat a moltes illes del món no sols té un interès evident per entendre l'ecologia de les illes, sinó que demostra que els ocells són capaços d'extreure energia de les fulles, talment com ho fan molts de mamífers.

A diferents illes prou grans els ocells han evolucionat originant formes que exerceixen un paper similar a l'exercit pels grans mamífers als ecosistemes continentals (vegeu la taula 7). Aquest és el cas de Nova Zelanda, on varen evolucionar una dotzena d'espècies de moes. Els moes són ocells de mida gran, fins a 3,5 m d'alçària. S'ha discutit molt el paper exercit pels moes dintre dels ecosistemes de Nova Zelanda. Tot i que només es coneix parcialment la seva alimentació (vgr., veure Anderson, 1989), sembla clar que eren representants del gremi dels herbívors de talla gran, d'una forma similar a com els mamífers ungulats ho són als continents. La similitud ecològica entre els moes i els ungulats pot haver estat tal que fins i tot es pot haver donat a les seves estructures internes (vgr., Wardle, 1985; Atkinson i Greenwood, 1989).

Altres ocells herbívors de gran talla són els ocells elefants de Madagascar, amb 7 espècies, una de les quals, *Aepyornis maximus*, podia pesar més de 300 kg. A les illes Hawaii varen viure els moa-nalos, ànneres de mida gran, com les oques, amb un estil de vida més terrestre que aquestes. Els moa-nalos són els representants de major talla del gremi dels herbívors a les Hawaii. La seva alimentació és parcialment coneguda gràcies a l'estudi del contingut dels seus copròlits (James i Burney, 1997). *Thambetothen chaulidotus* consumia, entre altres coses, falgueres, un recurs poc habitual a la dieta dels vertebrats, degut a la seva toxicitat.

Talment com esdevé entre els mamífers, on trobam a les illes espècies d'herbívors, tals com a *Myotragus balearicus* a les Balears (Alcover et al., en premsa b) i diferents espècies de lemúrids del gènere *Hapalemur* a Madagascar (Glander et al., 1989), que s'alimenten de plantes tòxiques, indigeribles per espècies continentals, entre els ocells insulars també es troben espècies consumidores de plantes considerades tòxiques. Així, és curiós constatar que una bona part dels ocells que consumeixen falgueres són espècies insulars. Aquest és el cas del colom *Ptilinopus insularis*, de l'illa Henderson, que menja principalment brots de la falguera *Phymatosorus scolopendria*. El pinsà borroner de les Açores *Pyrrhula pyrrhula murina* menja ocasionalment fulles de falgueres. L'espècie extinta de moa-nalo de les Hawaii *Thambetothen chaulidotus* consumia també falgueres, segons es desprèn de l'anàlisi del contingut dels seus copròlits (per a una revisió, vegeu James i Burney, 1997).

Els gremis dels herbívors estan pràcticament monopolitzats pels ocells a moltes illes. Dintre dels herbívors es troben nombroses espècies frugívores que han hagut d'exercir interaccions molt fortes amb la vegetació de les illes que habitaven. Una discussió clàssica és la interacció inferida (i discutida) entre els dodós i els tambalacoques a l'illa de Maurici (veure Traveset, present volum). Moltes illes pacífiques, amb vegetació de caràcter tropical, contenen espècies peculiars de columbiformes, de psitaciformes i de megaquiròpters que interactuen amb els arbres, consumint els seus fruits i dispersant les seves llavors. L'extinció d'espècies endèmiques sol tenir conseqüències en la dinàmica de la vegetació de les illes. A moltes d'aquestes illes són els ocells i els megaquiròpters els únics dispersors potencials de llavors presents.

Els exemples que s'han presentat en aquesta aproximació a l'ecologia del passat de les illes permeten constatar que les faunes naturals de les illes no tan sols estaven formades per espècies singulars, de vegades alta-

ment singulars, sinó que les relacions ecològiques que tenien entre elles i amb la vegetació sovint eren també summament singulars. Es constata com les illes són mons apart, amb una tendència a ésser monopolitzats per ocells, i en menor mesura per rèptils i per mamífers voladors, en detriment dels mamífers terrestres. En la present aproximació tan sols s'han analitzat breument els gremis del superdepredadors i dels herbívors de talla gran/mitjana. En els dos casos es constaten singularitats que es presenten amb una certa regularitat. Per a altres relacions ecològiques que es donen a les illes, definibles per l'ocupació d'altres gremis de depredadors, herbívors o paràsits, existeixen també singularitats, probablement d'una forma bastant regular.

Algunes dades sobre les comunitats insulars del passat

Fins aquí s'ha enfocat la nostra aproximació a l'ecologia del passat des de dues òptiques diferents. En primer lloc, s'han presentat algunes dades que qüestionen la validesa de l'anomenada teoria de la biogeografia insular. La relació A/S se compleix per a un bon nombre de casos, però l'anomenat "turnover" sembla no ésser un procés dinàmic que actui constantment. Per contra, a la colonització de les illes i l'evolució de les seves faunes i flors s'alternen períodes d'èstasi biològica, que poden durar molt, i períodes de renovació, que poden ésser molt curts. En segon lloc, s'han presentat una sèrie d'exemples de relacions ecològiques singulars que s'han detectat a les illes. Aquests exemples s'han centrat en l'anàlisi dels gremis dels superdepredadors i dels herbívors de talla mitjana/gran. A continuació presentarem algunes dades que disposam sobre les comunitats insulars del passat.

L'anàlisi de les comunitats ecològiques és complexa, i sovint es defineixen sobre la vegetació. De fet, les comunitats animals (almenys algunes comunitats animals, tals com les ornítiques) i les vegetals solen estar íntimament relacionades (Cody, 1985).

Disposam de dades sobre la vegetació del passat de poques illes. Aquestes dades poden ésser directes, i provenen o bé d'anàlisis palinològiques o bé de l'anàlisi de macrorestes vegetals, o indirectes, i provenen d'inferències realitzades a partir de l'estudi de la fauna.

A l'àrea mediterrània es disposa d'informacions sobre les paleoflores de les Gimnèsies, de Còrsega i de Creta. La flora del Pleistocè superior i Holocè de les illes Gimnèsies és coneguda només parcialment, ja que tan sols es tenen dades palinològiques de 6 depòsits, 2 de Mallorca i 4 de Menorca. Tot i amb això, els resultats de les anàlisis palinològiques permeten dibuixar una vegetació del Pleistocè superior i Holocè que és radicalment diferent de l'actual (Burjachs et al., 1994; Pérez-Obiol et al., 1996; Yll et al. 1994, 1997). En efecte, les plantes arbòries dominants en semblen haver estat *Buxus* i *Corylus*, juntament amb *Juniperus* i *Ephedra*. Altres espècies que han hagut d'ésser importants són *Acer granatensis* i els *Quercus* de tipus caducifoli. Són importants els registres de *Erica*. Resulta, en canvi, notable la gran escassetesa de *Quercus* de tipus perennifoli. Els boscos d'alzines (*Quercus ilex*) són considerats com a la vegetació climàtica actual de les Balears (Bolós i Molinier, 1958). També es notable l'escassetesa en el registre anterior al 6000 aP de *Pistacia* i de *Olea*, dues espècies que actualment contribueixen de manera important en la configuració del paisatge de les garrigues de les Balears. El canvi més notable de vegetació de les Gimnèsies esdevé cap al 6000 aP (Pérez-Obiol et al., 1994). A partir d'aquesta data els *Quercus* de tipus perennifoli comencen a tenir una importància cada vegada més rellevant en el paisatge.

A hores d'ara no es disposa de dades sobre la flora prehumana de les Pitiüses. L'única estació que s'ha analitzat, Es Pouàs, ha lliurat molt poc pol.len, el qual pertany bàsicament a espècies anemòfiles. No es pot garantir que el pol.len hagi estat produït per espècies presents a l'illa en el moment de la deposició o que, contràriament, hagi estat transportat pel vent des del continent veïnat.

No obstant, el registre fòssil de vertebrats del Pleistocè superior i Holocè permet inferir que els paleoambients de les illes Pitiüses havien de diferir notablement dels de les Gimnèsies. En efecte, l'evidència de les diferències paleoambientals prové del registre fòssilífer de mamífers terrestres i d'ocells. La comunitat de mamífers terrestres era del tot absent a les Pitiüses, mentre que la comunitat ornítica s'estructurava a les Pitiüses d'una forma molt diferent que a les Gimnèsies (Seguí i Alcover, en premsa). Les comunitats d'ocells es correlacionen normalment amb la vegetació (vgr., Cody, 1985; Welsh i Loughheed, 1996). Donat que les comunitats ornítiques de les Pitiüses i de les Gimnèsies diferien substancialment durant el Pleistocè superior i Holocè, es pot inferir que la vegetació d'aquestes illes també hi havia d'esser diferent en el passat (Palmer et al., en premsa).

El registre palinològic del Pleistocè superior de Còrsega és conegut gràcies als treballs de Reille (1984; 1992), Reille et al. (1997). L'anàlisi de la vegetació del passat de Còrsega és complexa, en tractar-se d'una illa abrupta amb diversitat ambiental. Actualment es distingeixen 7 pisos de vegetació (Gamisans, 1991). S'han realitzat anàlisis palinològiques a 27 localitats. Sembla que en el passat la vegetació dominant de les elevacions mitjanes i baixes de Còrsega estava formada per boscos de *Arbutus* i de *Erica*. A altàries més elevades es trobaven boscos de *Quercus* caducifolis i boscos mixtos amb *Taxus*. Com en el cas de les Gimnèsies, la presència de *Quercus* perennifolis era poc important abans del 6000 aP (Reille, 1984).

A les illes de la Mediterrània occidental sembla que la desaparició local de diferents espècies arbòries no es relaciona directament amb la primera presència humana a les illes de la Mediterrània occidental. En efecte, tal i com s'ha indicat abans, els espectres palinològics de Mallorca i de Menorca registren el major canvi florístic entre el 6000 i el 4000 aP. A Mallorca i Menorca aquest canvi ve definit per l'expansió a les illes dels *Quercus* de tipus perennifoli. Curiosament, els

Quercus perennifolis s'expandeixen també a Còrsega durant la mateixa època (Reille, 1992). Una explicació de la substitució dels boscos de *Corylus* i *Buxus* a Mallorca i Menorca pels boscos de *Quercus ilex* i per les màquies de *Olea* i *Pistacia* suggereix que hauria estat bàsicament conseqüència d'un canvi climàtic (Pérez-Obiol et al., 1996). No es pot excloure, però, que aquest canvi florístic hagi estat ocasionat pel humans (Alcover et al., en premsa b, d).

En efecte, recentment (Gamisans, 1991) s'ha suggerit que l'expansió dels *Quercus* perennifolis a Còrsega pot tenir un origen antròpic. La hipòtesi amb la que es treballa suposa que els humans haurien transformat radicalment el paisatge d'almenys algunes de les illes mediterrànies introduint i potenciant els *Quercus* de tipus perennifoli, amb l'objecte d'emprar els seus fruits (els aglans) per al seu consum o per al consum de la fauna domèstica. Els aglans de les alzines tenen l'avantatge davant d'altres fruits comestibles mediterranis (com, per exemple, les arboses) de poder-se estotjar durant llargs períodes de temps. La mateixa hipòtesi pot ésser vàlida per explicar l'expansió dels alzinars a Mallorca i Menorca. D'acord amb aquesta interpretació l'associació vegetal que fins fa poc es considerava com a la climàx de Mallorca i Menorca, el *Querquetum ilicis*, no seria sinó el resultat de la primera gran transformació del paisatge vegetal realitzada pels humans entre fa 6.000 i 4.000 anys.

Aparentment, doncs, els patrons generals de canvi faunístic i florístic a l'Holocè de les illes de la Mediterrània occidental es poden relacionar amb l'arribada dels humans, tot i que no semblen ésser conseqüència directa de la primera ocupació del territori, sinó una transformació un poc més tardana. Els canvis esdevenguts han estat d'una magnitud tal que han comportat una transformació molt gran de tots els ecosistemes insulars, àdhuc del paisatge. No hi ha dubte que la transformació del paisatge s'ha hagut d'interrelacionar amb les extincions i amb les immigracions d'espècies.

Es tenen poques dades sobre aquest canvi de paisatge. A Còrsega els *Quercus* de fulla caduca i les formacions amb *Taxus* descendien fins vorera mar a la part oriental de l'illa (Reille, 1984). A Mallorca i Menorca les formacions de *Buxus* descendien també fins a vorera mar (Yll et al., 1994). Totes aquestes formacions varen recular rere l'arribada dels humans, fins a desaparèixer en alguns casos (vgr., les formacions de *Buxus* a Menorca). El paisatge vegetal que configura actualment les Gimnèsies és ben diferent del que conegueren els primers colonitzadors humans. Aparentment, talment com a passat amb diversos grups faunístics, la vegetació actual de les Balears és més diferent de la vegetació del passat que la de Còrsega, una illa menys poblada, més abrupta i més gran, on encara hi hauria remanents importants de la vegetació original (Gamisans, 1991).

Manquen dades palinològiques que revelin la flora del Pleistocè superior de les altres illes mediterrànies. Es tenen dades molt parcials de la flora de l'Holocè de l'illa de Creta (vegeu, per exemple, les dades sintètiques presentades per Bottema, 1996), les quals demostren que *Quercus pubescens*, actualment relictual a l'illa, era relativament abundant abans de l'arribada dels colonitzadors neolítics. No se sap massa be quan es va produir la substitució dels *Quercus* caducifolis pels perennifolis, però se suposa que aquest canvi degué estar relacionat amb la introducció de noves pràctiques agrícoles, igual que l'expansió a l'illa de *Olea*.

Es disposa d'informacions sobre la vegetació del passat d'altres illes del món, les quals demostren que la magnitud dels canvis esdevinguts rere l'arribada dels humans ha estat si més no important. Així, Flenley et al. (1991) han detectat pol·len de set espècies d'arbres a sediments llacunars de l'illa de Pàsqua, una illa on no hi ha actualment arbres nadius. A l'illa de Trindade, actualment mancada d'arbres, Eyde i Olson (1983) descriuen troncs grans, de més de deu metres, de *Colubrina glandulosa*. Aquesta planta formava boscos que desapareixeren entre 1803 i

1821. L'illa de Madeira, rere la seva troballa pels portuguesos, va ésser cremada pels primers colonitzadors. L'incendi ocasionat va durar set anys. Les conseqüències detallades d'aquest foc sobre la flora i la fauna originàries de l'illa es deconeixen, però degueren ésser no gens menyspreables. Una cosa semblant va succeir a Madagascar. L'arribada dels humans fa 2000 anys es veu reflectida en el registre fòssilífer per un increment espectacular en els nivells de carbons (Burney, 1993). La incidència dels focs d'origen humà sobre la vegetació i sobre la fauna de l'illa són actualment desconeguts, però es evident que no han hagut d'ésser menyspreables. A les illes Hawaii, talment com a Mallorca i Menorca, la majoria de les espècies vegetals obtingudes en el registre fòssilífer viuen actualment a les illes, però hi ha evidències de l'extinció d'una espècie de falguera (Selling, 1946). També hi ha evidències que rere l'arribada dels humans hi ha hagut canvis importants en l'estructura de les comunitats vegetals de les terres baixes. Una lleguminosa arbustiva molt comuna durant l'Holocè a Oahu quasi ha desaparegut (Athens et al., 1992; James, 1995).

Talment com indica James (1995), els canvis antropogènics prehistòrics a la vegetació de les illes poden haver estat extensos, i han tengut implicacions importants per al funcionament dels ecosistemes. És presumible que moltes comunitats vegetals insulars que hi havia en el passat hagin desaparegut totalment. Això ha hagut de comportar les pèrdues d'interaccions úniques entre plantes i animals.

En definitiva, les dades presentades en aquest treball permeten constatar que en el passat les faunes i flors de les illes s'estructuraven de forma peculiar. A la majoria d'illes de les que tenim registres palinològics, es constata que la vegetació del passat era diferent de l'actual. Probablement, els canvis en l'estructura i funció de la vegetació insular esdevinguts rere l'arribada dels humans són una constant arreu del món. La singularitat de les relacions ecològiques que es donaven a les

illes permet parlar de l'ecologia de les illes com a una part ben diferenciada de l'ecologia global. L'ecologia de les illes revela patrons peculiars de relacions ecològiques. Molts dels gremis insulars estan monopolitzats pels ocells, a diferència del que esdevé als continents, on aquests comparteixen els gremis amb mamífers i rèptils. Moltes de les relacions ecològiques singulars que avui s'observen a les illes són interaccions modelades a través d'una llarga evolució sota condicions ecològiques singulars. Són només la punta de l'iceberg del que eren en el passat. La seva conservació a un món que tendeix a la uniformitat mereix ésser considerada una prioritat.

Agraïments

El present treball s'inclou en els Projectes d'Investigació PB97-1173 i PB94-1175 de la DGICYT. Un dels autors (PB) està becat per la Direcció General d'Educació de la Conselleria d'Educació, Cultura i Esports del Govern Balear, i un altre (BS) pel Ministeri d'Educació i Ciència.

Bibliografia

- Alcover, J. A. 1980. Note on the present mammalian fauna from the Balearic and Pityusic Islands. *Misc. Zool.*, 6: 141-149.
- Alcover, J. A., Campillo, X., Macías, M. i Sans, A. en premsa (a). Mammal Species of the World: Additional Data on Insular Mammals. *American Museum Novitates*
- Alcover, J. A. i Mayol, J. 1981. Espècies reliques d'amfibis i de rèptils a les Balears i Pitiüses. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 25: 151-167.
- Alcover, J. A., McMinn, M. i Altaba, C. R. 1994. Eivissa: a Pleistocene oceanic-like island in the Mediterranean. *Nat. Geogr. Res. & Explor.*, 10: 236-238.
- Alcover, J. A. i Muntaner, J. 1986. Els Quiròpters de les Balears i Pitiüses: una revisió. *Endins*, 12: 51-63.
- Alcover, J. A. i McMinn, M. 1994. Predators of Vertebrates on Islands. *BioScience*, 44: 12-18.
- Alcover, J. A., Pérez-Obiol, R., Yll, E. I. i Bover, P. en premsa (b). The diet of *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla, Caprinae), an extinct bovid from the Balearic Islands: evidence from coprolites. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Alcover, J. A., Sans, A. i Palmer, M. en premsa (c). The Extent of Extinctions of Mammals on Islands. *J. Biogeogr.*
- Alcover, J. A., Seguí, B. i Bover, P. en premsa (d). Extinctions and Local Disappearances of Vertebrates in the Western Mediterranean Islands. In R. D. E. MacPhee (ed.), "Explaining Quaternary Extinctions: Humans and Other Catastrophes". Plenum Press: NYC.
- Anderson, A. 1989. *Prodigious Birds. Moas and moa-hunting in prehistoric New Zealand*. Cambridge Univ. Press, 238 pp.
- Atkinson, I. A. E. i Greenwood, R. M. 1989. Relationships between moas and plants. *New Zealand J. Ecol.*, 12 (suppl.): 67-96.
- Athens, J. S., Ward, J. i Wickler, S. 1992. Late Holocene lowland vegetation, O'ahu, Hawai'i. *New Zealand Journal of Archaeology*, 14: 9-34.
- Blondel, J. 1986. *Biogéographie Evolutive*. Masson eds. Paris, 221 pp.
- Blondel, J. i Frochot, B. 1976. Caractères généraux de l'avifaune corse. Effets de l'insularité et influence de l'homme sur leur evolution. *Bull. Soc. Sci. Nat. Corse*, 619: 63-74
- Bolós, O. de, i Molinier, R. 1958. Recherches phytosociologiques dans l'île de Majorque. *Collectanea Botanica*, 5: 699-863.
- Bottema, S. 1996. Notes on the Holocene Vegetation History of Crete. In Reese, D. S. (ed.), "Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its first Settlers". *Monographs in World Archaeology*, 28: 53-59.

- Bourlière, F. 1975. Mammals, small and large: the ecological implications of size. In Golley, F. B., Petruszewicz, K. i Ryszkowski L. (eds.) "Small Mammals: their Productivity and Population Dynamics" : 1-8. IBP 5, Cambridge University Press.
- Bover, P. i Alcover, J. A. en premsa. The Evolution and Ontogeny of the Dentition of *Myotragus balearicus* Bate, 1909 (Artiodactyla, Caprinae): Evidences from New Fossil Data. *Biol. J. Linn. Soc.*
- Buffeteaut, E. 1983. *Mekosuchus inexpectatus* n.g., n.sp., crocодиуlien nouveau de l'Holocène de Nouvelle Calédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 304, sér. II, 14: 853-856.
- Burjachs, F., Pérez-Obiol, R. Roure, J. M. i Julià, R. 1994. Dinàmica de la Vegetació Durante el Holoceno en la Isla de Mallorca. *Trab. Pal. Bas. Apl.*: 199-210.
- Burney, D.A. 1993. Late Holocene environmental changes in arid southwestern Madagascar *Quaternary Research*, 40: 98-106.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life*. Natural History Press, Garden City, New York.
- Carlquist, S. 1974.- *Island Biology*. Natural History Press, New York, 619 pp.
- Cheylan, G. 1984. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré?. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 39: 37-54.
- Christensen, C. C. i Kirch, P. W. 1981. Nonmarine mollusks from archaeological sites on Tikopia, southeastern Solomon islands. *Pacif. Sci.*, 35: 75-88.
- Christensen, C. C. i Kirch, P. W. 1986. Nonmarine mollusks and ecological change at Barber Point, O'ahu, Hawai'i. *Occ. Papers Bernice P Bishop Mus.*, 26: 52-80.
- Cody, M. C. 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press: NY.
- Connor, E. F. i McCoy, E. D. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationships. *Amer. Nat.*, 113: 791-833.
- Cuerda, J. 1975. *Los Tiempos Cuaternarios en Baleares*. Edit. Inst. Est. Balearics, Palma de Mallorca, 304 pp.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. Murray, London.
- Eisenberg, J. F. 1981. *The Mammalian Radiations*. The University of Chicago Press, Chicago, 610 pp.
- Eisenmann, V. 1990. Juvenile characters and systematic affinities of the skulls of *Cynotherium sardous*, an endemic Pleistocene canid from Sardinia. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 310: 433-439.
- Eliasson, U. 1995. Patterns of Diversity in Island Plants. In Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) "Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function". *Ecological Studies*, 115: 35-50. Springer Verlag, Berlin.
- Eyde, R. H. i Olson, S. L. 1983. Dead trees of Ilha da Trindade. *Bartonia*, 49: 32-51.
- Fleagle, J. G. 1988. *Primate Adaptations and Evolution*. Academic Press, New York, 486 p.
- Flenley, J. R., King, A. S. M., Jackson, J. i Chew, C. 1991. The Late Quaternary vegetational and climatic history of Eastern Island. *J. Quat. Sci.*, 62: 85-115.
- Florit, X. i Alcover, J. A. 1987. Els ocells del Pleistocè superior de la Cova Nova (Capdepera, Mallorca). II. Fauna associada i discussió. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 31: 33-44.
- Florit, X., Mourer-Chauviré, C. i Alcover, J. A. 1989. Els ocells pleistocènics d'Es Pouàs, Eivissa. Nota preliminar. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 56: 35-46.
- Gamisans, J. 1991. *La Végétation de la Corse*. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Suisse.
- Gautier, F., Clauzon, G., Suc, J. P., Cravatte, J. i Violanti, D. 1994. Age et Durée de la Crise de Salinité Messinienne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser. II, 318: 1103-1109.
- Glander, K. E., Wright, P. C., Seiger, D. S., Randrianasolo V. i Randrianasolo, B. 1989. Consumption of Cyanogenic Bamboo by a Newly Discovered Species

- of Bamboo Lemur. *Amer. J. Primatol.*, 18: 1-7.
- Goodfriend, G. A., Cameron, R. A. D. i Cook, L. M. 1994. Fossil evidence of recent human impact on the land snail fauna of Madeira. *J. Biogeogr.*, 21: 309-320.
- Goodfriend, G. A. i Mitterer, R. M. 1988. Late Quaternary land snails from the north coast of Jamaica: local extinctions and climatic change. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 63: 293-311.
- Goodman, S. M. 1994a. Description of a new species of subfossil eagle from Madagascar: *Stephanoaetus* (Aves: Falconiformes) from the deposits of Ampasambazimba. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 107: 421-428.
- Goodman, S. M. 1994b. The enigma of anti-predator behavior in lemurs: evidence of a large extinct eagle on Madagascar. *Intern. J. Primatol.*, 15: 129-134.
- Gorman, G. C. 1979. *Island Ecology*. Outline Studies in Ecology. Chapman and Hall, London, 79 pp.
- Grant, P. R. (ed.) 1998. *Evolution on islands*. Oxford University Press, 334 pp.
- Groh, K. 1985. Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda). *Bonn. Zool. Beitr.*, 36: 395-415.
- Groh, K. i Hemmen, J. 1984. Beitrag zur quartären Molluskenfauna von Porto Santo (Madeira-Archipel). *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 71: 7-15.
- Guthrie, D. A. 1992. A late Pleistocene Avifauna from San Miguel Island, California. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Ser.*, 36: 319-327.
- Hadfield, M. G. 1986. Extinction in Hawaiian achatinelline snails. *Malacologia*, 27: 67-81.
- Holdaway, R. N. 1991. Information letter of the *Newsletter of the Society for Avian Paleontology and Evolution* 5: 5-6.
- Hooijer, D. A. 1972. *Varanus* (Reptilia, Sauria) from the Pleistocene of Timor. *Zool. Meded.* (Leiden), 47: 445-449.
- James, H. F. 1995. Prehistoric Extinctions and Ecological Changes on Oceanic Islands. In Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) "*Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function*". *Ecological Studies*, 115: 87-102. Springer Verlag, Berlin.
- James, H. F. i Burney, D. A. 1997. The Diet and Ecology of the Hawaii's Extinct Flightless Waterfowl: Evidence from Coprolites. *Biol. J. Linn. Soc.*, 62: 279-297.
- Köhler, M. i Moyà, S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behavior of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 11747-11750.
- Lack, D. 1976. *Island Biology Illustrated by the Land Birds of Jamaica*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lamberton, C. 1939. Contributions a la connaissance de la faune subfossile de Madagascar: lémuriens et cryptoproctes. *Mémoires de l'Acad. Malgache*, 27.
- MacArthur, R. H. i Wilson, E. O. 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. i Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacPhee, R. D. E. 1996. The Greater Antillean monkeys. *Rev. Cienc.*, Ciutat de Mallorca 18: 13-32.
- Martin, P. 1967. Prehistoric Overkill. In Martin, P.S. i Wright, H.E. Jr. (eds), "*Pleistocene Extinctions: the Search for a Cause*": 75-120. Yale University Press.
- Milberg, P. i Tylberg, T. 1993. Naïve birds and noble savages - a review of man-caused prehistoric extinctions of islands birds. *Ecography*, 16: 229-250.
- Mol, D., de Vos, J., van den Bergh, G. D. i Sondaar, P. Y. 1996. The taxonomy and the ancestry of the fossil elephants of Crete: faunal turnover and a comparison with proboscidean faunas of Indonesian

- islands. *Monographs World Archaeology*, 28: 81-98.
- Morgan, G. S. i Woods, C. A. 1986. Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28: 167-203.
- Morton, E. S. 1978. Avian Arboreal Folivores: Why Not?. In Montgomery, G. G. (ed.), "*The Ecology of Arboreal Folivores*". Smithsonian Institution Press: 123-130.
- Moyà, S. i Köhler, M. 1997. The phylogenetic relationships of *Oreopithecus bambolii*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 324: 141-148.
- Nowak, R. M. i Paradiso, J. L. 1983. *Walker's Mammals of the World*. Vols. 1 i 2. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Olson, S. L. i James, H. F. 1984. The Role of Polynesians in the Extinction of the Avifauna of the Hawaiian Islands. In Martin, P. S. i Klein, R. G. (eds.), "*Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*": 768-780. The University of Arizona Press, Tucson.
- Olson, S. L. i James, H. F. 1991. Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands. Part 1. Non-Passeriformes. *Ornithol. Monogr.*, 45: 1-88.
- Owen-Smith, R. N. 1988. *Megaherbivores. The Influence of Very Large Body Size on Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- Palmer, M., Pons, G. X., Cambefort, I. i Alcover, J. A. en premsa. Historical Processes versus environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands.
- Paul, C. R. C. i Altaba, C. R. 1992. Els mol·luscs terrestres fòssils de les Illes Pitiüses. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 34: 141-170.
- Pérez-Obiol, R., Yll, E. I., Pantaleón-Cano, J. i Roure, J. M. 1996. Historia de *Buxus* y *Corylus* en las Islas Baleares durante el Holoceno. In Ramil-Rego P., Fernandez-Rodríguez C., Guitián M. (eds.), "*Biogeografía Pleistocena - Holocena de la Península Ibérica*": 87-97. Xunta de Galicia.
- Preston, F. W. 1962. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity. *Ecology*, 43: 185-215, 410-432.
- Rand, A. S. 1978. Reptilian Arboreal Folivores. In Montgomery, G. G. (ed.), "*The Ecology of Arboreal Folivores*", Smithsonian Institution Press: 115-122.
- Reille, M. 1984. Origine de la végétation actuelle de la Corse sudorientale, analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et Spores*, 16: 43-60.
- Reille, M. 1992. New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytol.*, 122: 359-378.
- Reille, M., Gamisans, J., De Beaulieu, J. L., i Andrieu, V. 1997. The late-glacial at Lac de Creno (Corsica, France): a key site in the western Mediterranean Basin. *New Phytol.*, 135: 547-559.
- Samuels, C. L. i Drake, J. A. 1997. Divergent Perspectives on Community Convergence. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 427-432.
- Seguí, B. i Alcover, J. A. en premsa. Comparison of Paleoecological Patterns in Insular Bird Faunas: a Case-Study from the Western Mediterranean and Hawaii. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*.
- Selling, O. H. 1946. Studies in Hawaiian pollen statistics. Part I. The spores of Hawaiian Pteridophytes. *Spec. Publ. Bishop Museum*, 37: 1-87.
- Simberloff, D. i Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 22: 115-143.
- Sondaar, P. Y. 1977. Insularity and its effects on mammal evolution. In Hecht, M. K., Goody, P. C. i Hecht, B. M., "*Major Patterns in Vertebrate Evolution*", NATO Adv. Stud. Inst. Ser., Ser. A, Life Sciences: 671-707.

- Steadman, D. W. 1986. Holocene Vertebrate Fossils from Isla Floreana, Galápagos. *Smith. Contr. Zool.*, 413: 1-103.
- Steadman, D. W. 1989a. Extinction of Birds in Eastern Polynesia: a review of the record and comparisons with other Pacific Islands Groups. *J. Archaeol. Sci.*, 16: 177-205.
- Steadman, D. W. 1989b. Fossil Birds and Biogeography in Polynesia. *Acta XIX Congr. Internat. Ornith., Ottawa*, 2: 1526-1534.
- Steadman, D. W. 1991. Extinction of species: Past, Present, and Future. In Wyman, R. L. (ed.), "Global Climate Change and Life on Earth": 156-169.
- Steadman, D. W. 1995. Prehistoric Extinctions of Pacific Island Birds: Biodiversity Meets Zooarchaeology. *Science* 267, 1123-1131.
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution*, 16: 529.
- Temple, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197: 885-886.
- Temple, S. A. i Owadally, A. W. 1979. The dodo and the tambalacoque tree. *Science*, 203: 1363-1364.
- Thornton, I. W. B. 1996. *Krakatau: the Destruction and Reassembly of an Island Ecosystem*. Harvard Univ. Press, 346 pp.
- Traveset, A. M. 1995 a. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic islands. *Acta Oecologica*, 16: 171-178.
- Traveset, A. M. 1995 b. Reproductive ecology of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) in the Balearic Islands. *Bot. J. Linn. Soc.*, 117: 221-232.
- Valkenburgh, B. van 1995. Tracking Ecology over Geological Time: Evolution within Guilds of Vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 71-76.
- Vitousek, P. M., Loope, L. L. i Adersen, H. (Eds.) 1995. *Islands. Biological Diversity and Ecosystem Function. Ecological Studies*, 115, 238 pp. Springer Verlag, Berlin.
- Wagner, W. L. i Funk, V. A. (eds.) 1995. *Hawaiian Biogeography. Evolution on a hotspot archipelago*. Smithsonian Institution Press, 467 pp.
- Wallace, A. R. 1883. *Island Life*. Macmillan, New York.
- Warble, J. A. 1985. Environmental influences on the vegetation of New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 23: 773-788.
- Welsh, D. A. i Lougheed, S. C. 1996. Relationship of bird community structure and species distribution to two environmental gradients in the North Boreal forest. *Ecography*, 19: 194-208.
- Willemsen, G. F. 1992. A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinae from Europe. *Scripta Geologica*, 101: 1-115.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford Science Publications, Oxford, 286 pp.
- Witmer, M. C. and Cheke, A. S. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*, 61: 133-137.
- Yll, E. I., Pérez-Obiol, R., Julià, R. 1994. Vegetational change in the Balearic Islands (Spain) during the Holocene. *Historical Biology*, 9: 83-89.
- Yll, E. I., Pérez-Obiol, R., Pantaleón-Cano, J. i Roure, J. M. 1997. Palynological evidence for climatic change and human activity during the Holocene on Minorca (Balearic Islands). *Quaternary Research*, 48: 339-347.

ISBN 84-87026-86-9



9 788487 026867