

# 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).

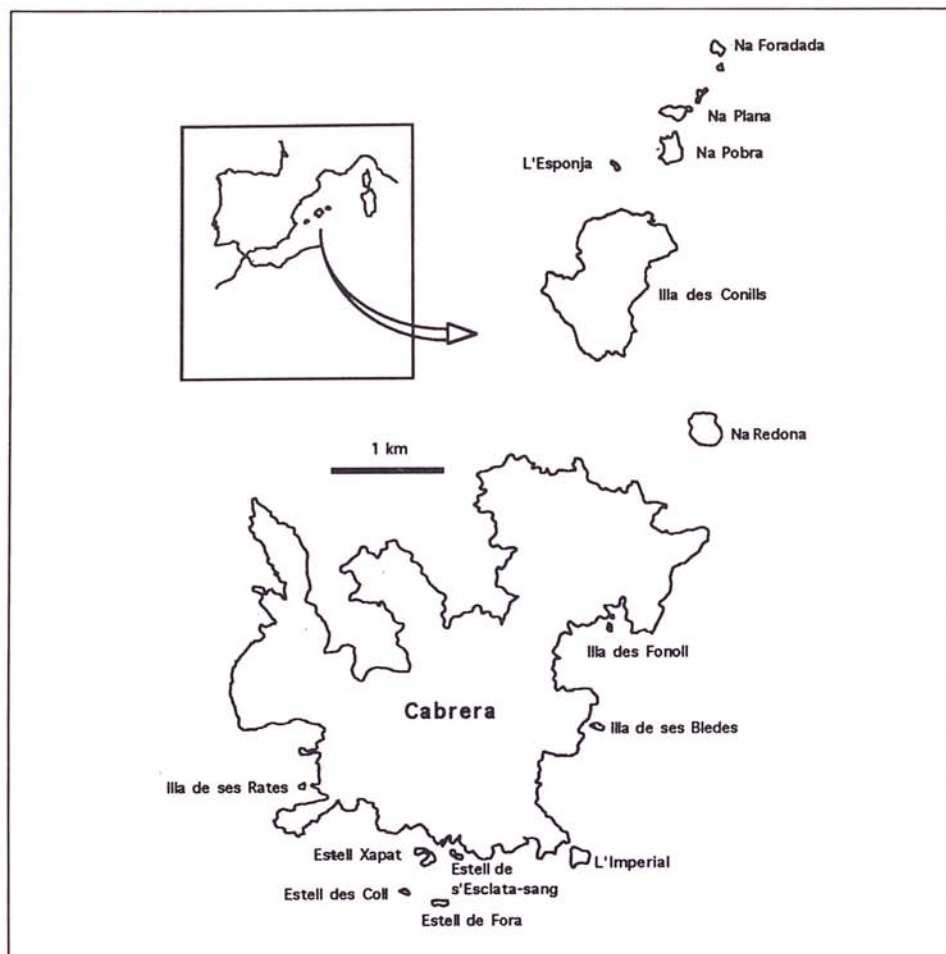
En aquest treball s'estudia exclusivament aquesta tercera característica diferen-

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 km<sup>2</sup> 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 tenebrioníds (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 pendents), 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 tenebrioníds (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

contrastant amb això, la majoria de tenebrioníds (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

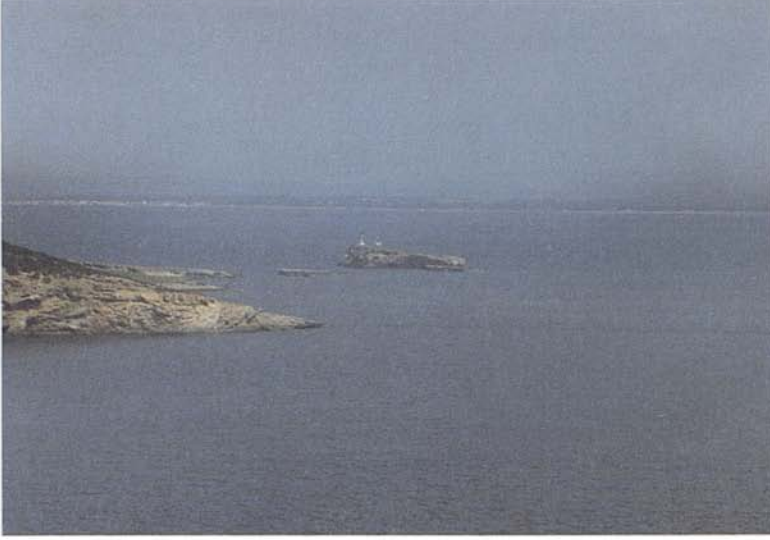


Fig. 4. Na Foradada, amb el seu far, és l'illot més septentrional de l'arxipèlag (Foto Antonio Rodríguez-Perea).

*Fig. 4. Na Foradada, with a lighthouse, is the northernmost 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 *Hahnhauseri* 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.

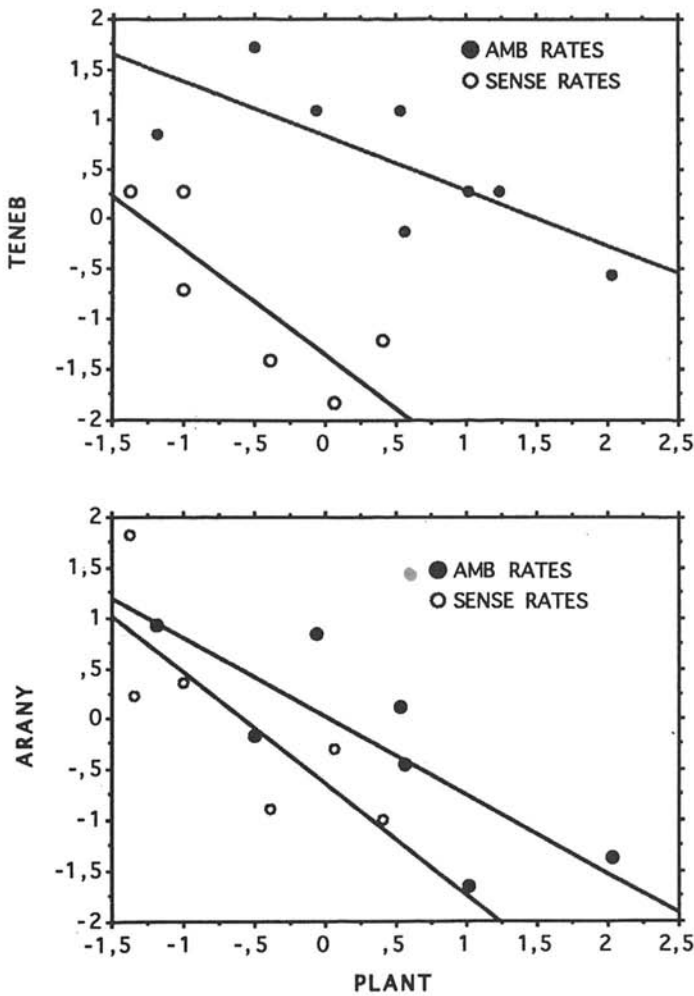


Fig. 7. Relacions entre mediambient i composició faunística. PLANT és una mesura de semblança entre flors insulars. TENEb i ARANY són el mateix per a tenebrioníds i aranyes (vegeu el text per a més detalls). Cada punt representa un illot. Es pot veure que per a tenebrioníds, les rectes de regressió per 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.