

LA INSULARITAT I EL POBLAMENT ANIMAL

Enric Gadea *

Rebut: octubre 1976

Acceptat: juny 1977

SUMMARY

Insularity and animal population

The flora and the fauna of the islands presents notable particularities. The greater part of these peculiarities are not at today sufficiently and satisfactory explained. Many aspects, as endemism, speciation, nanism, melanism, relictism, etc., are examples of this question. In the whole, these phenomena present the highest interest in the field of the insularity.

The insular florae and faunae are precious elements from the ecological, genetic, evolutionary, historical and biogeographical points of view. In this paper some of these aspects are exposed and discussed.

L'INTERÈS BIOLÒGIC DEL MEDI INSULAR

Les illes sempre han atret l'atenció de l'home i fins i tot podríem dir que han exercit i exerceixen sobre ell una certa fascinació, palesa també en el camp científic. Les illes constitueixen mons particulars, caracteritzats no solament per llur separació material, en sentit geogràfic, de les altres terres, sinó també perquè integren i formen medis naturals propis i de vegades molt particulars. El domini insular —com sol designar-se l'univers de les illes— és ple d'aspectes singulars en els ordres més diversos i presenta una diversitat de problemes encara per resoldre, el plantejament dels quals és, però, una de les qüestions en certa manera capitals i que interessen els diversos sectors de la geologia i de la biologia.

Podríem dir que els estudis del medi insular i de la insularitat s'inicien i es desenvolupen amb coneixement de causa a

partir de les conegudes publicacions de Ch. DARWIN, arran de l'històric i memorable viatge que féu en el «Beagle». Durant aquest viatge (1831-1835) va poder estudiar illes madrepòriques, corallines, volcàniques i relictas. Les observacions que en va fer continuen encara produint-nos admiració, així com les seves interpretacions sobre la fauna, el poblament i l'evolució a les illes Galápagos, entre d'altres. D'aleshores ençà s'ha anat prenent consciència que moltes d'aquestes illes són, segons expressió feliç de HUMBOLDT, veritables «santuaris» de la natura. ¿Per què —escrivia DARWIN als seus assaigs— malgrat les condicions climàtiques molt semblants la fauna de l'arxipèlag del cap Verd i de les illes Galápagos són tan diferents, de manera que la primera recorda l'africana, i la segona, la sud-americana? ¿Per què, si no és degut al fet que la primera té antecessors comuns a l'Àfrica i la segona en té a l'Amèrica? Amb aquestes preguntes DARWIN

* Departament de Zoologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Gran Via, 585. Barcelona, 7.

es plantejava el primer dels problemes més importants dels dominis insulars: l'endemisme. Així obria el camí del camp immens de la insularitat amb tots llurs fets i qüestions i llur transcendència com a fenomen biològic i natural. De llavors ençà, el món vivent de les illes ha suscitat sempre l'interès dels naturalistes i dels biogeògrafs.

Aquest interès científic pel medi insular, que ha anat creixent constantment, motivà la creació, l'any 1959, del Comité des Milieux Insulaires dins la Commission Internationale pour l'Étude Scientifique de la Mer Méditerranée (CIESM), amb seu a Mònaco, per a estudiar, concretament en el sentit indicat, les illes mediterrànies. La constitució d'aquest Comité va tenir lloc al termini d'un col·loqui internacional del CNRS sobre «Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité», celebrat a Banyuls, sota els auspicis del dissortadament desaparegut professor G. PETIT, aleshores director del Centre esmentat. Hom voldria que aquesta menció del prof. PETIT fos un testimoniatge de reconeixement i de record.

Passant a parlar, en concret, de les illes, cal dir, d'entrada, que el concepte d'illa es pot prendre bé en sentit geogràfic, que és el clàssic, o bé en sentit ecològic (a part altres), que cada vegada hom utilitza més en el camp biològic. En ambdós casos, l'aïllament o la separació del món circumdant és allò que les caracteritza. Una alta muntanya, una cova, un llac, com a àrees o elements aïllats que són, es comporten en tots els aspectes com una illa. Hom els pot aplicar també els mateixos criteris que a les illes. Nogensmenys, ens referirem explícitament a aquestes últimes, que en realitat són les illes genuïnes.

Un dels primers aspectes a considerar de les illes és llur caràcter continental o oceànic, i prenem aquestes denominacions en el sentit clàssic. El mar que les separa constitueix, quan la distància és prou gran, una barrera infranquejable per a tots els organismes terrestres, llevat dels que són grans voladors, com és el cas de la majoria dels ocells i d'uns quants insectes. La fauna insular constitueix un element preciós no solament des del punt de vista estrictament faunístic, sinó també des de l'ecològic, el genètic, l'evoluciú, l'històric i el biogeogràfic. Dels molts aspectes que cal considerar en aquest sentit, n'hi ha dos que són d'un interès singular per

al biòleg, en particular, i per al naturalista, en general: la *insularitat* i el *poblament*.

La fauna de les illes ofereix particularitats notabilíssimes, moltes de les quals encara no són satisfactòriament o prou explicades, com és ara l'endemisme, l'especiació, el nanisme, el gegantisme, el melanisme, el conservadurisme (o relictisme), etcètera, les unes d'ordre actual i les altres d'ordre històric. Tot aquest conjunt de fenòmens i els processos mitjançant els quals es produeixen, constitueixen el centre d'interès de la insularitat. Aquest aspecte és molt interessant.

L'altre aspecte, també important, és constituït pel poblament. La manera com elements florístics o faunístics han arribat a les illes fins als nostres dies, és a dir, l'origen i l'evolució de la flora i la fauna insular, és un dels capítols més suggestius, polèmics i intrigants que les illes ofereixen no solament a la biologia, sinó a totes les ciències naturals, i de manera molt particular a la paleogeografia i a la geologia històrica.

ASPECTES I PROBLEMES DE LA INSULARITAT

Pel que fa a la insularitat, cal recordar que a totes les illes, qualsevol que en sigui l'origen, els organismes vegetals o animals troben condicions de vida especials. En primer lloc, no hi ha tanta concurrència biològica. Aquest fet facilita que la majoria de les variacions i mutacions específiques arribin a fixar-se, la qual cosa afavoreix la formació de races, subspècies i fins i tot noves espècies, amb què s'opera un procés d'especiació que, a més, presenta caràcters peculiars i condueix a fenòmens d'endemisme. La majoria de les vegades tot comença a partir de formes inicials escasses però d'adaptació i plasticitat fàcils, és a dir, d'elevat poder d'indigenació. Hom podria adduir, per tal d'il·lustrar-ho, l'exemple de certs helícids de les illes atlàntiques: a les Açores, Madeira i Cap Verd viu el gènere *Leptaxis*, i a les Canàries, l'*Hemicycla*. Tots aquests gèneres són descendents derivats del gènere *Pseudoleptaxis*, fòssil del miocè inferior d'Europa. Exemples d'especiació endèmica per aïllament amb classificació múltiple de formes (raciació), en tenim a les Balears. Són molt demostratius. Aquest és

el cas, per exemple, de les sargantanes *Lacerta (Podarcis) muralis* dels diferents illots de l'arxipèlag. El mateix fenomen es pot trobar a les illes tirrèniques i adriàtiques. També és molt demostratiu el cas del gasteròpode *Bulimulus (Naesoiotus)* de les illes Galápagos, les formes actuals del qual deriven de formes més arcaïques de l'Amèrica Central.

Una altra de les característiques peculiars de la insularitat és el nanisme, particularment notable en els mamífers dins els vertebrats. Aquest és el cas de l'ós i el cérvol nans del Japó, dels cérvols nans de Còrsega i Sardenya, de les formes fòssils nanes d'elefants i hipopòtams a les illes mediterrànies (Malta i Sicília). Aquest fenomen en els invertebrats es dona també en els molhucs pulmonats, com és ara el cas de *Rumina decollata minor*, a les illes orientals de la Mediterrània.

Contrastant amb el nanisme, de vegades es dona el gegantisme insular. Uns quants exemples que ho palesen són les tortugues gegants de les illes Mascarenyes i Galápagos i el varà de l'illa de Komodo. Cal assenyalar que la grandària dels invertebrats aquàtics insulars depèn, en aquest cas, de l'habitaclle líquid on viuen.

Un altre fet molt característic de les illes, especialment si són molt antigues i allunyades del continent, és l'abundor d'ocells que no poden volar, com també d'insectes que han perdut parcialment o totalment les ales. Totes les explicacions que fins ara s'hi han donat són insatisfactòries. DARWIN suposà en un principi que les formes voladores més bones serien menys afavorides a les illes, perquè serien més afectades per l'acció dels vents. El meiopterisme insular, que és com s'acostuma d'anomenar el fenomen de la reducció de les ales, és molt més acusat a les illes atlàntiques que no pas a les mediterrànies. Biològicament, es tracta de formes de paleoendemisme amb un significat evolutiu comparable amb el dels ocells voladors, que s'interpreten com a relíquies procedents dels estocs originaris continentals. Hom admet que causes genètiques i ecològiques han intervingut en llur selecció. Cal assenyalar que les formes meioptèriques són abundants a illes muntanyoses i indrets d'alta muntanya.

D'una manera global, podríem dir que tota la interpretació d'aquests fenòmens insulars gira al voltant de dues accions concomitants i a la vegada una mica anta-

gòniques: d'una banda, el paper conservador de la insularitat; de l'altra, el paper dinàmic de l'aïllament. Considerarem ràpidament algunes d'aquestes interaccions.

Tornant al concepte ecològic d'illa, podríem definir-la com un complex d'ecosistemes de petita extensió espacial, limitada de manera definida i sense ecotons. Les característiques de les illes concebudes així poden destacar-se per dos fenòmens palesos: la reducció del nombre d'individus en les poblacions efectives i la simplificació de l'estructura de les biocenosis.

Respecte a la limitació numèrica de les poblacions, cal dir que va lligada més aviat a la naturalesa i estructura dels ecosistemes que no pas a la realitat de certes configuracions geogràfiques. La naturalesa de les illes planteja problemes al desenvolupament dels ecosistemes i a llur organització. Quant a la simplificació de les biocenosis insulars, cal tenir present que la conservació d'un cert nivell tròfic en un ecosistema imposa el límit de la densitat de la biomassa. S'ha dit que un illot d'uns quants quilòmetres quadrats mai no podrà estatjar de manera natural individus grossos de règim depredador (com, per exemple, grans carnívors). Resumint, hom podria dir que a les illes cal atenuar-se a una simplificació de l'estructura dels ecosistemes, manifestada per una limitació del nombre de nínxols i la limitació d'espais per nínxol. Aquests aspectes són ecològicament mesurables i obeeixen matemàticament als índexs de diversitat. Totes aquestes consideracions foren ja fa temps clarament exposades per R. MARGALEF (1959).

Entre les conseqüències evolutives de la simplificació de les biocenosis insulars, poden assenyalar-se'n dues com a mínim. En primer lloc, els nínxols superiors (depredadors de grans dimensions) resten vacants o són ocupats per espècies de dimensions més petites. En segon lloc, hi ha una tergiversació de la pressió dels nivells tròfics superiors sobre els inferiors. Així, els nivells inferiors poden augmentar llur biomassa, fins i tot disminuint la productivitat: la vida dels individus esdevé més llarga i la pressió de selecció s'alleugera. Dit amb altres paraules, hom pot concloure que la simplificació dels ecosistemes insulars altera els factors de concurrència. Pel que fa a això, són molt instructius els exemples oferts per les sargantanes de les Balears i les Columbretes, que manifesten

ben clarament aquestes relacions ecològiques i evolutives. L'evolució de la marta (*Martes martes latinorum*) i del gat mesquer (*Genetta genetta balearica*) a les Balears, així com l'extinció de l'ungulat artiodàctil *Myotragus balearicus*, present durant el quaternari a l'arxipèlag, en són també un bon exemple.

Els fenòmens microevolutius a les petites illes i als illots, que foren estudiats acuradament per C. SACCHI (1959), són molt il·lustratius. Precisament als illots és on hom pot constatar millor el poder conservador de la insularitat i els efectes dinàmics de l'aïllament, ultra la fragmentació allopàtrica de les espècies, el nombre elevat d'endemismes, etc. Un dels fenòmens més palesos als illots són les coloracions especials. En aquest aspecte és particularment notori el melanisme insular, l'explicació del qual encara no és gens clara.

Un dels aspectes més singulars de l'evolució per aïllament són les anomenades formes extremes («Exzesivenformen» de RENSCH), conegudes a les illes de tots els mars. Aquestes formes extremes tenen sovint un valor selectiu. Podem esmentar-ne algunes: l'excessiva longitud del bec de certs ocells, l'escurçament de les potes dels rèptils, la lentitud i la seguretat en la marxa (tal volta per habituació a la manca de depredadors), els casos d'atèlia (gats sense cua, com els de l'illa de Man), etc.

El paper dels mecanismes genètics en l'origen i la formació de races i subespècies insulars és una altra de les qüestions més interessants. En aquest sentit, per l'originalitat i la diversitat, els poblaments insulars constitueixen una de les proves més convincentes de l'evolució dels éssers vivents. Hi ha una relació indiscutible entre l'antiguitat de l'aïllament d'un territori i l'originalitat taxonòmica de la seva flora i fauna. Un poblament insular ens aporta, doncs, transposada a l'espai, la imatge de la divergència progressiva dels poblaments de les illes. Sobre aquests aspectes, fa temps que hi treballa el prof. M. LAMOTTE (1961). De les seves investigacions en aquest camp hom dedueix que la divergència progressiva es basa en la continuïtat de la diferenciació de les formes. A l'origen de la divergència genètica que condueix una població uniforme a la diferenciació de formes noves, pot haver-hi una causa externa (la variació de les condicions del medi) o bé interna (la modificació espon-

tània del patrimoni hereditari). A la primera es deu, indubtablement, la formació de races geogràfiques insulars a partir de les vastes poblacions d'una espècie continental.

Altres qüestions que cal tenir en compte i que afecten la limitació dels efectius pel que fa al conjunt dels gens d'una població són el principi anomenat del fundador («founders principle») i el conegut com a efecte de coll d'ampolla («bottle-neck effect»). Llur acció és extraordinàriament palesa a les illes. Tanmateix, hi té igualment un paper important la deriva genètica («genetic drift») o efecte de WRIGHT. Gràcies al joc d'aquests mecanismes, els efectius genètics de la població aïllada («effective breeding populations») poden arribar a ésser molt baixos i, si la crisi d'una espècie determinada és greu, el procés pot conduir-la a l'extinció.

EL POBLAMENT INSULAR

La població d'organismes de les illes continentals inclou dos elements distints: els descendents ancestrals dels pobladors autòctons inicials i els elements introduïts. Les illes oceàniques només contenen aquests darrers. Entre els elements introduïts, els invertebrats (insectes i molluscs, sobretot) són bastant nombrosos; en canvi, els vertebrats (a excepció dels ocells) hi són escassos o nuls. Les illes continentals d'origen antic poden haver conservat vegetals i animals de tipus arcaic ja desapareguts als continents. En aquest sentit són veritables asils, que hom hauria de conservar amb veneració. Tal és el cas de Madagascar per als lemúrids i camaleònids, de Nova Zelanda per al kiwi i el tatuara (*Sphenodon*), de Ceilan, de les Seychelles, de les Galápagos, etc.

Les illes han representat sempre un problema intrigant i inextricable per als biogeògrafs, que miren de comprendre l'origen de llur poblament, l'animal o bé el vegetal. Com diu molt bé R. FURON (1961), hom sempre ha recorregut a dos mitjans possibles d'explicació: al poblament actiu, per comunicació antiga o recent amb el continent (masses o àrees continentals), o bé al poblament passiu, per corrents o altres causes de dispersió, sense oblidar el paper important de l'home. Només la paleogeografia pot aportar llum en aquests casos.

Les dades biogeogràfiques són difícils d'interpretar perquè els esquemes de distribució geogràfica difereixen molt segons els grups d'organismes. Si considerem els molluscs, els insectes, els ocells, els rèptils, els mamífers o els vegetals, per exemple, és clar que no tots aquests organismes tenen el mateix valor biogeogràfic en aquest aspecte. El paleogeògraf ha de considerar els elements vivents juntament amb els estrictament paleontològics i estratigràfics. En aquest sentit són molt il·lustratius tots els estudis i totes les teories sobre les illes mediterrànies. Recordem, si no, les hipotètiques terres «tirrenides» i el poblament de Còrsega, Sardenya i les Balears a través dels períodes nummulític, burdigalià, pontià i actual. Però pensem també que hipotètic i insegur que és tot això!

Al costat d'aquests aspectes, en el poblament de les illes cal tenir en compte el que s'ha dit sobre els factors ecològics, evolutius i genètics que hi intervenen per a comprendre la complexitat que representa. Sobretot cal tenir present que en el món vivent l'equilibri de les espècies és un fenomen extraordinàriament difícil d'explicar d'una manera satisfactòria, ja que, a més de complex, és inestable. La modificació del medi biològic lligat amb l'atzar canvia el poblament d'una illa d'una manera sensible. Aquest fenomen és notable, sobretot, a illots i a illes de petita superfície, i especialment a les illes volcàniques, on no hi ha poblament originari. Els desequilibris del medi i de les poblacions insulars repercuteixen a la curta o a la llarga sobre totes les espècies i n'alteren evolutivament el poblament.

En resum, hom pot dir que l'origen de la flora i la fauna insulars és un problema la solució del qual varia segons les illes considerades, tant geogràficament com genètica, sense que sigui possible esquematitzar línies generals en aquest respecte. Cal tenir en compte els fets geològics, els fets històrics i els fenòmens d'aclimatació, ultra els anteriorment esmentats. No són comparables, per exemple, el cas del procés de poblament de les illes Galápagos,

de les Hawaii, de Santa Helena, de les illes mediterrànies o de les macaronèsiques.

Heus ací, breument exposats, alguns problemes i algunes qüestions que planteja la insularitat. N'hi ha molts més, que interessin camps més pròxims a l'home, com són l'antropològic i fins i tot el mèdic. Ara, les línies anteriors ja han posat en relleu la importància, l'envergadura i la transcendència d'aquest complex de processos i fenòmens que caracteritza el món de les illes.

BIBLIOGRAFIA

- COLOM, G. 1957. *Biogeografía de las Baleares. La formación de las islas y el origen de su flora y de su fauna*. Estudio General Luliano, Palma de Mallorca.
- COLOM, G. 1961. Les populations géants d'Helicidés de la haute montagne de Majorque. *Publ. CNRS, n.º XCIV*; 295-298.
- DARWIN, Ch. 1859 (ed. 1959). *On the origin of species by means of natural selection, etc.* D. Appleton-Century Co.; New York.
- ESPAÑOL, F. 1954. Los Tenebriónidos de las Baleares. *Trab. Mus. C. Nat.; n. ser. Zool.*; 1 (5), 1-90. Barcelona.
- FURON, R. 1961. Documents paléogéographiques pour servir à l'histoire du peuplement des îles méditerranéennes. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 17-28.
- GERMAIN, L. 1924. *La vie des animaux à la surface des continents*. Alcan, Paris.
- JEANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres*. Presses Univ. de France, Paris.
- JEANNEL, R. 1961. Peuplement de la Corse et de la Sardaigne. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 35-39.
- JEANNEL, R. 1961. Le foisonnement de certaines lignées dans les îles. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 291-295.
- LAMOTTE, M. 1961. Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 299-312.
- MARGALEF, R. 1961. Modalités de l'évolution en rapport avec la simplification des biocénoses insulaires. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 313-320.
- PAULIAN, R. 1961. L'environnement insulaire de Madagascar et le peuplement des îles océaniques. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 261-272.
- SACCHI, C. 1961. Considérations sur les phénomènes microévolutifs animaux des petites îles méditerranéennes. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 321-339.
- VANDEL, A. 1961. L'archipel madérien et le problème de l'insularité. *Publ. CNRS n.º XCIV*; 17-28.
- WRIGHT, S. 1930. The genetical theory of natural selection. *Jour. of Heredity*; 21, 349-356.