

INTERÈS PALEONTOLÒGIC DELS JACIMENTS CÀRSTICS DE LES GIMNÈSIES I LES PITIÜSES

PALEONTOLOGICAL INTEREST OF KARSTIC DEPOSITS FROM THE GYMNESIC AND PITYUSIC ISLANDS

Paul Y. SONDAAR¹, Miguel McMINN¹, Bartomeu SEGUÍ¹ & Josep Antoni ALCOVER¹

Resum

El coneixement sobre les faunes vertebrades del Pliocè i Pleistocè de les Gimnèsies i de les Pitiüses prové principalment de l'estudi de materials fòssils obtinguts en dipòsits càrstics. El seu registre fossilífer cobreix el Pliocè i el Pleistocè, un espectre temporal de devers 5,5 milions d'anys. *Myotragus*, un bòvid endèmic de les Gimnèsies, l'únic mamífer de talla mitjana d'aquestes illes, és una espècie-clau per a la interpretació dels processos evolutius. L'estudi del seu registre fossilífer documenta que la discussió entre puntuacionisme i gradualisme és artefactual. El registre fossilífer de les Pitiüses és menys complet per al Pliocè i Pleistocè inferior. Però les faunes fòssils del Pleistocè superior de les Pitiüses estan molt ben documentades i constitueixen l'anomalia faunística més gran de totes les illes mediterrànies. Aquesta anomalia demostra que hi va esdevenir una catàstrofe natural, la qual va causar l'extinció de tots els vertebrats terrestres llevat d'una espècie de sargantana Lacertidae, i de devers 3/4 parts dels gasteròpodes terrestres. Posteriorment en aquest esdeveniment les illes Pitiüses no foren recolonitzades per altres vertebrats terrestres, llevat de per ocells i rates pinyades. Probablement l'actual sistema de corrents marines que actualment es troba entre les Pitiüses i la Península Ibèrica ja existia en el passat, i degué evitar la dispersió ultramarina de vertebrats terrestres.

Abstract

The vertebrate faunas from the Pliocene and Pleistocene of the Gymnesic and the Pityusic Islands are nowadays quite well-known. The current knowledge is mainly based on the study of fossil material which was obtained from karstic deposits. Its stratigraphic range covers the whole Plio/Pleistocene, a time range of about 5.5 My. The bovid Myotragus of the Gymnesic Islands provides a paradigm for the study of evolutionary processes and shows that the distinction between two evolutionary models, punctuated equilibrium and gradualism, often regarded as opposing, is an artifact. The fossil record of the Pityusic Islands is less complete from the Pliocene and Lower Pleistocene. But the Upper Pleistocene is well documented in the Pityusics and contains an exceptional faunistic anomaly if compared with all the other Mediterranean islands. This anomaly is demonstrative for a natural disaster causing the extinction of all the endemic land vertebrates, excepting a lacertid lizard, and nearly all the land gastropods. After this event the Pityusic Islands were not recolonised by land vertebrates, other than by the flying ones, i.e., birds and bats. Probably a system of marine currents similar to the existing currently was already achieved, and prevent overseas immigration of land non-flying vertebrates.

Introducció

Un dels punts d'interès de les regions càrstiques radica en la transcendència que tenen les coves i els

Introduction

One of the points of interest of a karstic region is that the caves and fissures functioning as traps for sediments and organic material. Fossils found in karstic deposits have played and still play an important role in paleontological studies (SUTCLIFE,

¹ Institut d'Estudis Avançats de les Illes Balears (CSIC-UIB). Ctra de Valldemossa km 7,5. 07071, Palma de Mallorca.

reblits càrstics en general per a l'estudi dels fòssils. Els fòssils trobats als dipòsits càrstics han tengut i encara tenen un paper important en els estudis paleontològics (SUTCLIFE, 1976; ANDREWS 1990; ALCOVER, 1992). Les coves sovint han actuat com llocs on 1) s'han acumulat restes animals i vegetals susceptibles de fossilitzar (normalment ossos i caragols, però també pol·len, i de vegades altres restes animals i vegetals), 2) sovint es donen unes condicions particulars que afavoreixen la fossilització, i on moltes vegades es depositen columnes estratigràfiques d'un cert abast temporal i 3) són uns ambients limitats temporalment i espacial. Això fa que sien unes unitats d'estudi relativament senzill, una vegada conegudes les tècniques espeleològiques. Dintre les coves, els fòssils se solen trobar a parts concretes, els dipòsits fossilífers. Aquests dipòsits es poden identificar i estudiar fins i tot quan la cova on es varen acumular ja hagi desaparegut.

L'acumulació de restes que es dona a les coves es deguda a diferents processos tafonòmics. Aquests processos inclouen des dels mecanismes que transporten els ossos i altres restes des de l'exterior fins els mecanismes de transport que actuen a l'interior de les coves. Entre els primers, es poden esmentar els agents geològics, com ara és el transport per l'aigua, però especialment poden jugar un paper destacat els agents biològics bioacumuladors (ANDREWS, 1990; ALCOVER, 1992). Destaquen, com a tals agents, les òlibes i mussols (*Strigiformes*) i diferents espècies depredadores d'altres vertebrats (incloent-hi l'home). Hi ha, però, altres factors: la conducta de determinats animals (que els fa més susceptibles de fossilitzar a les coves), els accidents, el transport passiu amb sediments provinents de l'exterior, i altres. Els processos tafonòmics que han conduït a la formació de dipòsits fossilífers a l'interior de les coves sovint han estat diversos, àdhuc per a una mateixa unitat estratigràfica. Diversos elements faunístics poden haver arribat degut a l'actuació de diferents processos tafonòmics. Així, és freqüent que molts microvertebrats s'introdueixin a les coves sota la forma d'egagròpiles, mentre que les acumulacions de caragols solen ésser degudes al seu transport passiu amb sediments provinents de l'exterior (veure, per exemple, CHAMBERS & STEADMAN, 1986).

D'una altra banda, a les coves quasi no actuen els agents meteòrics ni els agents biològics biodestructors que actuen a l'exterior. És bastant freqüent trobar restes d'animals que s'han conservat en la mateixa posició en que es trobaven quan varen morir, amb els ossos depositats en connexió anatòmica.

Els processos de reompliment de cavitats amb sediments fossilífers donen lloc a seqüències estratigràfiques que de vegades abasten llargs espectres temporals, bé que el més freqüent és que sien d'una duració més limitada (com a màxim uns pocs centenars de milers d'anys). A Mallorca, per exemple, la

1976; ANDREWS, 1990; ALCOVER, 1992). *Caves often acted as places where 1) animal and plant remains suitable for fossilization have accumulated (usually bones and snail-shells, but also pollen and, occasionally, other plant and animal remains); 2) there exist special conditions favouring fossilization processes; and 3) stratigraphic columns covering a considerable time span are often deposited. Caves are temporal and spatially limited. Inside caves, fossils are usually found in specific places. Thus, their excavation is relatively easy once speleological techniques are known. Fossiliferous cave deposits can be identified and studied even after the cave where they accumulated has disappeared.*

*The accumulation of remains inside caves is due to different taphonomic processes. These include both the mechanisms through which bones and other remains are transported from the outside and those which are at work inside the caves. Among the first we can distinguish geological agents like transport by water, but especially bioaccumulative biological agents might play a remarkable role (ANDREWS, 1990; ALCOVER, 1992), especially owls (*Strigiformes*) and other vertebrate-eating species, including man. However, there are other factors involved; e.g., behaviors enhancing fossilization inside caves, accidents, and transport of external sediments. The taphonomical processes leading to the formation of fossiliferous deposits inside caves are diverse, even for a single stratigraphical unit. Various faunistic elements may have arrived through different taphonomical processes. For example many microvertebrates often enter the caves within owl pellets, whereas accumulations of snail shells often result from their passive transport within sediments from the outside (e.g., see CHAMBERS & STEADMAN, 1986).*

Inside the caves, the weathering and biological destructive agents working outside are almost nonexistent. It is not unusual to find animal remains which have been preserved in the same position as when the animal died, with its bones still showing their anatomical connection.

The stratigraphic range of fossiliferous caves occasionally covers long temporal ranges. For instance, in Mallorca Cova de Canet shows a stratigraphic record over 1.8 million years, but not continuous. However mostly the time span is more limited (a few hundred thousands years, maximum). In Eivissa, Es Pouàs presents an uninterrupted stratigraphic column over 30,000 years. In Sardinia, Su Corbeddu contains a continuous stratigraphic column over 50,000 years.

It must be stressed that caves on islands are of great paleontological importance (SONDAAR, 1991). They are usually the only places where fossil vertebrates can be found, as large lake and fluvial deposits are usually lacking on islands. A notable portion of the paleontology of vertebrates from the

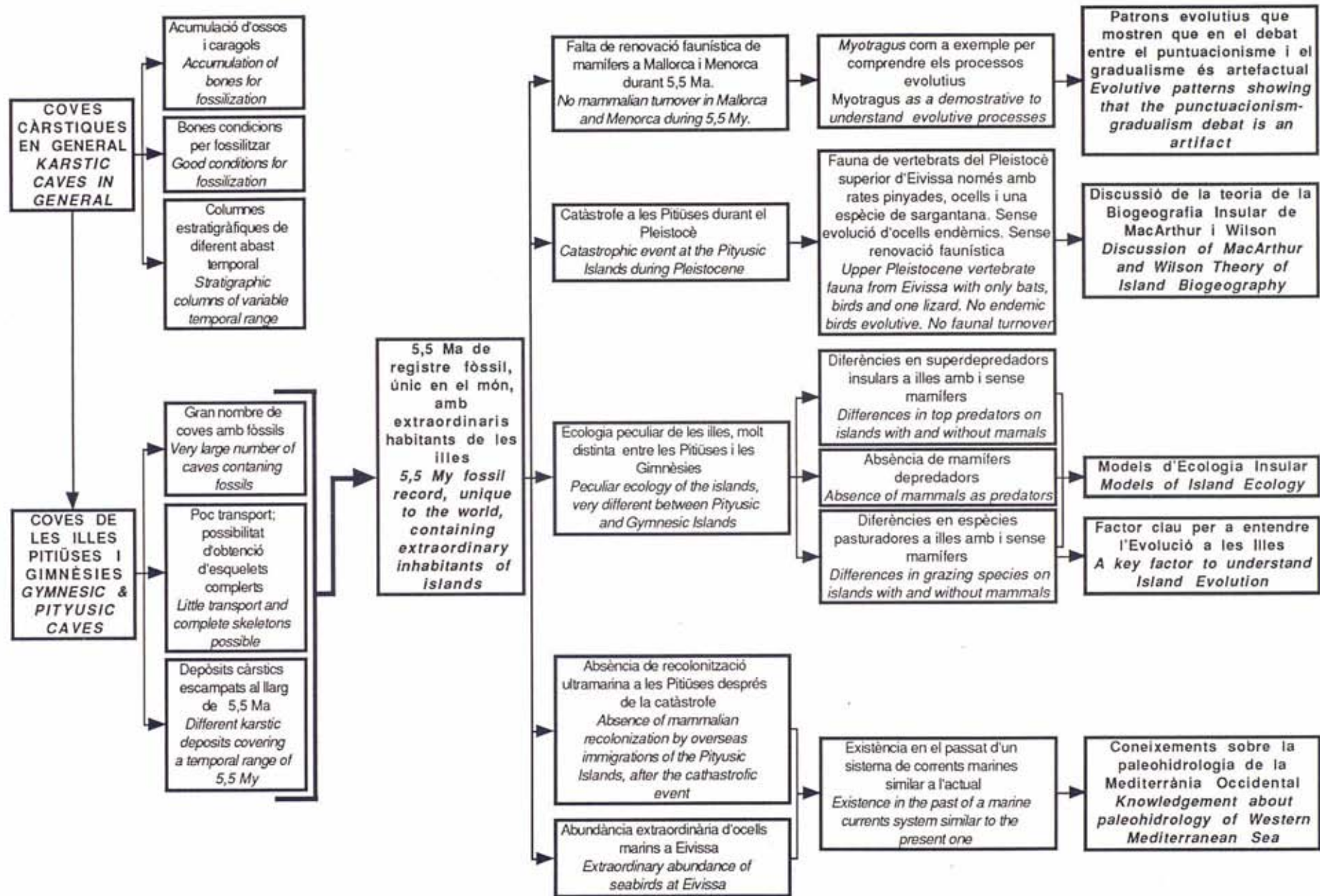


Figura 1: Interès paleontològic dels dipòsits càrstics de les Gimnèsies i de les Pitiüses.

Figure 1: Paleontological interest of karstic deposits from the Gymnesic and Pityusic Islands.

Cova de Canet té un registre estratigràfic de més de 1,8 milions d'anys, bé que no és continu. Es Pouàs (Eivissa) presenta una columna estratigràfica contínua de més de 30.000 anys. La columna estratigràfica contínua de Su Corbeddu (Sardenya) és de més de 50.000 anys.

Cal dir que a les illes les coves tenen una transcendència paleontològica encara més grossa (SONDAAR, 1991). Són sovint els únics indrets on s'han trobat vertebrats fòssils, en no existir habitualment a les illes ni conques llacunars ni fluvials grans. Una part considerable de la paleontologia de vertebrats de les illes d'arreu del món es coneix exclusivament gràcies a l'estudi de les coves. Si tenim en compte que les illes són unes àrees d'interès fonamental per a l'estudi de l'evolució, l'interès de les coves s'escampa cap a aquesta disciplina. Si tenim en compte que les illes oceàniques i para-oceàniques del Món poden ésser considerades, en el seu conjunt, com a un punt calent de la biodiversitat de vertebrats existent a la terra (ALCOVER & ALTABÀ, 1995), la transcendència de l'estudi dels ossos fòssils trobats a les coves il·lenques s'estén a disciplines tals com la Taxonomia, la Sistemàtica i la Biologia de la Conservació.

Tot això fa que si la paleontologia és una disciplina rellevant en el camp de la carstologia, aquesta encara ho és més per a determinats camps de la paleontologia.

En total acord amb aquestes consideracions, l'estudi dels materials provinents de les coves i dels reblits càrstics s'ha revelat com a una eina de primer ordre per al coneixement de les faunes malacològiques i, sobretot, de vertebrats fòssils del Miocè, Pliocè i Quaternari de les Gimnèsies i de les Pitiüses. L'abundància de coves existent (DAMIANS *et al.*, inèdit), i la gran freqüència amb que contenen dipòsits fòssils de vertebrats i malacològics, fa que el registre paleontològic lliurat a les coves d'aquestes illes sigui particularment ric, molt més que el conegut d'altres indrets del Món. Això es deu a l'extraordinari treball exploratori realitzat pels espeleòlegs de les Illes Balears. D'altra banda, l'abundància de coves i reblits càrstics fòssils és tal que tot i que els dipòsits habitualment abasten períodes de temps curts, el conjunt d'ells abasta, d'una forma molt més completa que a cap altra illa del Món, un espectre temporal de més de 5,5 milions d'anys. Per un altre costat, a les Gimnèsies i les Pitiüses hi ha un bon coneixement paleogeogràfic i paleoclimàtic, derivat de l'estudi de les terrasses quaternàries (CUERDA, 1975). Les dades provinents d'aquests i d'altres camps es poden integrar fàcilment amb les dades provinents de l'estudi de la paleontologia de les coves. Tot això converteix les Pitiüses i molt especialment les Gimnèsies, en uns indrets excel·lents per a l'estudi de l'evolució animal.

World's islands is exclusively known thanks to the study of caves. Assuming that islands are areas of essential interest regarding the study of evolution, the interest of caves spread also to this discipline. Taking into account that the whole set of oceanic and oceanic-like islands can be considered as a hot point for the biodiversity of vertebrates on the Earth (ALCOVER & ALTABÀ, 1995), the importance of fossil bones found in insular caves spread to disciplines such as Taxonomy, Systematics and Conservation Biology. All this means that if Paleontology is a discipline relevant within the field of Karstology, the latter is even more so for certain fields of Paleontology.

*The study of cave materials becomes an outstanding tool for the knowledge of malacological faunas and, moreover, of fossil vertebrates of the Miocene, Pliocene and Quaternary from the Gymnesic and Pityusic Islands. The abundance of caves (DAMIANS *et al.*, unpublished), together with the high frequency they contain fossiliferous deposits of vertebrates and molluscs, makes the fossil record of those islands to be especially rich, much more than that of other islands at the World. On another hand, the fossiliferous karstic deposits are so abundant there that, although usually they cover just short periods of time, all of them together are covering a temporal range of more than 5.5 million years, a much more complete span than in any other island of the World. This is due to the extraordinary activities of the speleologists of the Balearic Islands. Also, there is a good knowledge on paleogeography and paleoclimatology of the Gymnesic and Pityusic Islands due to the studies on Quaternary terraces (CUERDA, 1975). Data coming from that and other fields are easily integrated with those of paleontology of caves. All this makes the Pityusic, and more especially the Gymnesic Islands, excellent places for the study of animal evolution.*

Fossil vertebrates from the Gymnesic and Pityusic Islands

The main goal of this paper is to present the Pliocene and Quaternary vertebrate faunas from the Gymnesic and Pityusic Islands. These faunas are almost exclusively known through the study of fossils coming from karstic deposits.

A checklist of the Pliocene and Quaternary vertebrate fauna from these islands, known currently, is presented on Table 1. On the whole, no less than 134 taxa of vertebrates have been found, distributed as following: 84 vertebrates in Mallorca (17 mammals, 64 birds, 1 reptile and 2 amphibians), 12 in Menorca (7 mammals, 2 birds, 1 reptile and 2 amphibians), and 73 in Eivissa (7 mammals, 64 birds, 2 reptiles). There is only one species coming from a non-karstic

Els vertebrats fòssils de les Gimnèsies i de les Pitiüses

L'objectiu principal d'aquest treball consistirà en la presentació de les faunes vertebrades del Pliocè i del Quaternari de les Gimnèsies i de les Pitiüses. Aquestes faunes es coneixen quasi exclusivament gràcies a l'estudi dels fòssils provinents dels dipòsits càrstics.

A la Taula I es presenta el llistat de la fauna vertebrada coneguda fins el present al Pliocè i Quaternari de les Gimnèsies i les Pitiüses. En total s'han trobat no menys de 134 taxa de vertebrats, els quals es reparteixen de la següent forma: 84 taxa de vertebrats a Mallorca (17 mamífers, 64 aucells, 1 rèptil i 2 amfibis), 12 a Menorca (7 mamífers, 2 aucells, 1 rèptil i 2 amfibis), i 73 a Eivissa (7 mamífers, 64 aucells, 2 rèptils). L'única adició a aquestes faunes que prové de jaciments no càrstics és la de *Puffinus mauretanicus* del Pleistocè superior/Holocè a l'illa de Mallorca (McMinn, inèdit).

Les faunes de vertebrats terrestres del Pliocè i Quaternari de les Gimnèsies i de les Pitiüses provenen, almenys en la seva major part, de la colonització de les illes esdevinguda durant el Messinià (fa 5,5 Milions d'anys -Ma-). En aquest període les illes Gimnèsies i les Pitiüses, talment com Còrsega i Sardenya, es mantingueren unides als continents circumdants degut a la dessecació de la Mediterrània. Això no obstant, la colonització de les illes es va realitzar travessant un filtre ecològic summament dur, els deserts salins que les degueren envoltar (ALCOVER, 1987). D'ençà de l'obertura de l'Estret de Gibraltar, en el decurs de la transgressió pliocena, fins a l'actualitat totes aquestes illes han romangut aïllades dels continents circumdants. Les espècies que s'hi trobaven al Messinià iniciaren uns processos nesoevolutius -és a dir, processos evolutius sota condicions d'insularitat- que varen comportar l'origen de diferents línies endèmiques.

Transcendència evolutiva d'aquestes faunes

Les faunes endèmiques de mamífers insulars contenen, arreu del món, nombrosos exemples d'allò que s'ha anomenat «extraordinaris habitants de les illes» (SONDAAR & BRABER, 1988). Sota aquest nom es coneixen formes insulars que, originades per processos nesoevolutius, no tenen homòlegs clars als continents. L'estudi d'alguns d'aquests endemismes insulars ha resultat ésser de gran interès per avaluar models evolutius (SPAAN *et al.*, 1994).

A les illes de Mallorca i Menorca varen evolucionar diferents línies evolutives de *Myotragus* al llarg de 5,5 Ma. Aquest abast temporal fa de *Myotragus* el

deposit: Puffinus mauretanicus, from the Upper Pleistocene/Holocene, from Mallorca (McMinn, unpublished).

Most of Pliocene and Quaternary vertebrate faunas from the Gymnesic and Pityusic Islands colonized them at the Messinian (5.5 million years -Ma- ago). At this period, the Gymnesic and Pityusic Islands, as well as Corsica and Sardinia, were linked to the surrounding continents due to the drying up of the Mediterranean. However, the colonization of these islands was hampered by an ecological filter that acted isolating the islands: the salty deserts surrounding them (ALCOVER, 1987). When the Strait of Gibraltar opened, during the Pliocene transgression all these islands have remained isolated until now from the continents. The species present on them during the Messinian period underwent several nesoevolutionary processes (i.e., evolutionary processes under insular conditions) from which different endemic lineages originated.

Evolutionary importance of those faunas

*Endemic insular mammalian faunas displays many examples of the so-called «extraordinary inhabitants of the islands» (SONDAAR & BRABER, 1988). They are the results of the evolutionary processes under insular conditions, that show no clear ecological homologues in the continents. The study of such insular endemics is of the greatest interest in evaluating evolutionary models (SPAAN *et al.*, 1994).*

All throughout 5.5 Ma, different evolutionary lineages of Myotragus evolved on the islands of Mallorca and Menorca. The bovid Myotragus is the middle-sized mammal displaying the longest nesoevolution on the whole Mediterranean area. The richness, overlap in time and accuracy of the karstic fossiliferous record from the Gymnesics are such that no where else in the world has it been possible to follow so accurately the evolution of an insular taxa, during such a long temporal range, as it has been with Myotragus. Evolution of Myotragus involved several of adaptive morphological changes on different functional structures. Those changes were achieved through evolution in mosaic: the different types of structures evolved at different rates.

Due to the peculiar characteristics of the fossiliferous record of karstic deposits from the Gymnesics, the study of Myotragus evolution constitutes a tool to evaluate different evolutionary models. The evolutionary lineage from M. antiquus to M. balearicus is the clearest and it will be the only one treated in this paper.

The changes occurred in this evolutionary lineage have essentially affected three types of

Taula I: Vertebrats fòssils trobats als jaciments càrstics de les Gimnèsies (Mallorca i Menorca) i les Pitiüses (Eivissa i Formentera).

Table I: Fossil vertebrates from the Gymnesic (Mallorca and Menorca) and Pityusic (Eivissa and Formentera) karstic deposits.

Mallorca	Menorca	Pitiüses
Holocè/Holocene		
Amphibia		
<i>Baleaphryne muletensis</i>	<i>Baleaphryne talaioticus</i>	--
Reptilia		
<i>Podarcis lilfordi</i>	<i>Podarcis lilfordi</i>	<i>Podarcis pityusensis</i>
Mammalia		
<i>Nesiotites hidalgo</i>	<i>Nesiotites hidalgo</i>	--
<i>Hypnomys morpheus</i>	<i>Hypnomys mahonensis</i>	--
<i>Myotragus balearicus</i>	<i>Myotragus balearicus</i>	--
Pleistocè (indeterminat)/Pleistocene (und.)		
Aves		
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>		
<i>Pyrhocorax graculus</i>		
<i>Corvus corax</i>		
Pleistocè superior/upper Pleistocene		
Amphibia		
<i>Baleaphryne muletensis</i>		
Reptilia		
<i>Podarcis lilfordi</i>	<i>Podarcis lilfordi</i>	<i>Podarcis pityusensis</i>
Aves		
<i>Accipiter nisus</i>	<i>Pyrhocorax pyrhocorax</i>	<i>Alauda arvensis</i>
<i>Alca torda</i>	<i>Passeriformes indet.</i>	<i>Anas crecca</i>
<i>Anas crecca</i>		<i>Anser sp.</i>
<i>Apus melba</i>		<i>Apus apus / A. pallidus</i>
<i>Aquila chrysaetos</i>		<i>Asio flammeus</i>
<i>Calonectris diomedea</i>		<i>Branta sp.</i>
<i>Columba livia</i>		<i>Bubo bubo</i>
<i>Corvus corone</i>		<i>Burhinus oedicnemus</i>
<i>Corvus monedula</i>		<i>Calandrella sp.</i>
<i>Emberiza cf. cia hortulana</i>		<i>Calonectris diomedea</i>
<i>Erithacus rubecula</i>		<i>Caprimulgus sp.</i>
<i>Falco cf. naumanni</i>		<i>Carduelis cannabina</i>
<i>Falco eleonorae</i>		<i>Carduelis chloris</i>
<i>Falco tinnunculus</i>		<i>Circus cyaneus</i>
<i>Fringilla coelebs</i>		<i>Coccothraustes coccothraustes</i>
<i>Fringilla sp. aff. coelebs montifringilla</i>		<i>Columba livia / C. oenas</i>
<i>Grus primigenia</i>		<i>Columba palumbus</i>
<i>Hirundo rupestris</i>		<i>Coracias garrulus</i>
<i>Lanius excubitor</i>		<i>Corvus cf. corone</i>
<i>Lanius minor</i>		<i>Corvus corax</i>
<i>Loxia curvirostra</i>		<i>Corvus monedula</i>
<i>Melanocorypha calandra</i>		<i>Coturnix coturnix</i>
<i>Montifringilla nivalis</i>		<i>Crex crex</i>
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>		<i>Cuculus canorus</i>

Taula I / Table I (cont.)

Mallorca	Menorca	Pitiüses
<i>Pica cf. pica</i>		<i>Charadrius cf. morinellus</i>
<i>Prunella collaris</i>		<i>Charadrius sp.</i>
<i>Prunella modularis</i>		<i>Erithacus rubecula</i>
<i>Pyrrhocorax graculus</i>		<i>Falco eleonora</i>
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>		<i>Falco naumanni</i>
<i>Pyrrhocorax sp.</i>		<i>Falco tinnunculus</i>
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>		<i>Ficedula sp.</i>
<i>Scolopax rusticola</i>		<i>Fringilla sp.</i>
<i>Turdus cf. iliacus philomelos</i>		<i>Galerida thecklae / G. cristata</i>
<i>Turdus cf. viscivorus</i>		<i>Gallinago gallinago</i>
<i>Turdus merula</i>		<i>Grus grus/G. primigenia</i>
<i>Turdus sp.</i>		<i>Haliaeetus albicilla</i>
<i>Turdus viscivorus</i>		<i>Hirundo</i>
<i>Tyto alba</i>		<i>Hydrobates pelagicus</i>
<i>Upupa epops</i>		<i>Lanius excubitor</i>
		<i>Lanius minor</i>
		<i>Lanius senator</i>
		<i>Miliaria calandra</i>
		<i>Montifringilla nivalis</i>
		<i>Numenius arquata</i>
		<i>Otis tarda</i>
		<i>Otus scops</i>
		<i>Pandion haliaetus</i>
		<i>Passer domesticus</i>
		<i>Petronia petronia</i>
		<i>Phalacrocorax aristotelis</i>
		<i>Phoenicurus sp.</i>
		<i>Pluvialis</i>
		<i>Puffinus mauretanicus</i>
		<i>Pyrrhocorax graculus</i>
		<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>
		<i>Rallus sp.</i>
		<i>Scolopax rusticola</i>
		<i>Turdus</i>
		<i>Upupa epops</i>
		<i>Vanellus vanellus</i>
Mammalia		
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	<i>Hypnomys mahonensis</i>	<i>Rhinolophus hipposideros</i>
<i>Rhinolophus cf. blasii</i>	<i>Nesiotites hidalgo</i>	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>
<i>Hypnomys morpheus</i>	<i>Myotragus balearicus</i>	<i>Plecotus austriacus</i>
<i>Nesiotites hidalgo</i>		<i>Myotis myotis</i>
<i>Myotragus balearicus</i>		
Pleistocè mitjà/middle Pleistocene		
Amphibia		
<i>Baleaphryne muletensis</i>		--
Reptilia		
<i>Podarcis lilfordi</i>		<i>Podarcis pityusensis</i>
		<i>Cheirogaster sp.</i>
Aves		
<i>Apus melba</i>		<i>Puffinus sp.</i>

Mallorca	Menorca	Pitiüses
<i>Carduelis cannabina</i>		
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>		
<i>Columba sp.</i>		
<i>Muscicapa cf. striata</i>		
<i>cf. Nucifraga caryocatactes</i>		
<i>Otus scops</i>		
<i>cf. Pica pica</i>		
<i>Scolopax rusticola</i>		
<i>cf. Strix aluco/Tyto balearica</i>		
<i>Sylvia sp.</i>		
<i>Turdus cf. iliacus</i>		
<i>Turdus cf. viscivorus</i>		
Mammalia		
<i>Rhinolophus hipposideros</i>		
<i>Myotis cf. nattereri</i>		
<i>Myotragus balearicus</i>		
<i>Hypnomys morpheus</i>		
<i>Nesiotites hidalgo</i>		
Pleistocè inferior/lower Pleistocene		
Amphibia		
<i>Baleaphryne muletensis</i>	<i>Discoglossus sp.</i>	
Reptilia		
--	<i>Podarcis aff. lilfordi</i>	
Aves		
<i>Turdus cf. viscivorus</i>	<i>Tyto balearica</i>	
Mammalia		
<i>Myotis capaccinii</i>	<i>Nesioties meloussae</i>	
<i>Nesiotites sp.</i>	<i>Hypnomys eliomyoides</i>	
<i>Hypnomys sp.</i>	<i>Myotragus binigausensis</i>	
<i>Myotragus batei</i>		
Limit Plio-Pleistocè/Plio-Pleistocene boundary		
Amphibia		
<i>Baleaphryne sp.</i>		--
<i>Discoglossus sp.</i>		
Reptilia		
<i>Podarcis aff. lilfordi</i>		<i>Podarcis aff. pityusensis</i> <i>Cheirogaster sp.</i>
Aves		
<i>Aegithalos cf. caudatus</i>		<i>Athene sp.</i>
<i>Aegyptius cf. monachus</i>		<i>Buteo sp.</i>
<i>Bucephala cf. clangula</i>		<i>Columba sp.</i>
<i>Carduelis cf. carduelis</i>		<i>Palaeopcryptonyx sp.</i>

Taula 1 / Table 1 (cont.)

Mallorca	Menorca	Pitiüses
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>		<i>Passeriformes indet.</i>
<i>Columba sp.</i>		<i>Puffinus nestori</i>
<i>Corvus pliocaenus</i>		
<i>Coturnix cf. coturnix</i>		
<i>Cygnus cf. cygnus</i>		
<i>Dendrocopus cf. major</i>		
<i>Erithacus cf. rubecula</i>		
<i>Fringilla cf. coelebs</i>		
<i>cf. Lullula arborea</i>		
<i>Melanocorypha cf. calandra</i>		
<i>Muscicapa cf. striata</i>		
<i>cf. Nucifraga caryocatactes</i>		
<i>Otus scops</i>		
<i>Parus cf. ater</i>		
<i>Parus cf. major</i>		
<i>Parus cf. cristatus</i>		
<i>cf. Pica pica</i>		
<i>cf. Porzana porzana</i>		
<i>Prunella cf. modularis</i>		
<i>Pyrrhocorax cf. pyrrhocorax</i>		
<i>Regulus cf. ignicapillus</i>		
<i>Scolopax rusticola</i>		
<i>Sylvia cf. atricapilla</i>		
<i>Troglodytes cf. troglodytes</i>		
<i>Turdus cf. iliacus/philomelos</i>		
<i>Turdus iliacus</i>		
<i>Turdus cf. merula</i>		
<i>Tyto balearica</i>		
Mammalia		
<i>cf. Barbastella</i>		<i>Chiroptera indet.</i>
<i>Nesiotites aff. ponsi</i>		<i>Eliomys sp.</i>
<i>Hypnomys intermedius</i>		<i>Eivissia canarreiensis</i>
<i>Myotragus kopperi</i>		<i>cf. Rupicapriini</i>
Pliocè superior/upper Pliocene		
Mammalia		
<i>Myotragus antiquus</i>		
<i>Hypnomys waldreni</i>		
<i>Nesiotites ponsi</i>		
Pliocè mitjà/middle Pliocene		
Mammalia		
<i>Myotragus peponellae</i>		
Pliocè inferior/lower Pliocene		
Mammalia		
<i>Myotragus sp. A</i>		
<i>Myotragus sp. B</i>		

mamífer de talla mitjana amb una nesoevolució de major durada de tota la Mediterrània. La riquesa, el solapament temporal dels dipòsits i la precisió del registre fossilífer obtingut als dipòsits càrstics de les Gimnèsies, és tal que enlloc més arreu del món s'ha pogut seguir tan acuradament l'evolució d'un tàxon insular durant un espectre temporal tan llarg com en el cas de *Myotragus*. L'evolució de *Myotragus* va comportar nombrosos canvis morfològics adaptatius a diferents tipus d'estructures. Aquests canvis es van assolir mitjançant una evolució en mosaic: els diferents tipus d'estructures varen evolucionar a diferents velocitats.

Per mor de les peculiars característiques del registre fossilífer dels dipòsits càrstics de les Gimnèsies, l'estudi de l'evolució de *Myotragus* constitueix una peça fonamental per a l'avaluació dels diferents models evolutius. La línia evolutiva més clara és la que va de *M. antiquus* a *M. balearicus*, i aquesta serà l'única que es presentarà aquí.

Els canvis esdevenguts al llarg del temps en aquesta línia evolutiva han afectat essencialment tres tipus d'estructures: el sistema locomotor, el complex mastegador i el disseny del crani i la mandíbula.

A l'esquelet locomotor de *Myotragus* s'ha donat un bon nombre de canvis adaptatius. Aquestes adaptacions revelen que *Myotragus*, lluny d'esser cap tàxon anòmal, n'era un molt ben adaptat a viure als ambients insulars, amb una locomoció de «marxes curtes» (SONDAAR, 1977). L'adquisició d'aquest tipus de locomoció va esser possible gràcies a la manca de mamífers depredadors. Els trets més notables de l'esquelet postcranial de *Myotragus* relacionats amb aquest tipus de locomoció són els següents:

1. Acurçament dels metapodials (especialment del metacarpà).
2. Increment de la massivitat dels ossos llargs (especialment a l'autopodi).
3. Estructura peculiar de la pelvis (amb un ilion acurçat i un isquio-pubis allargat).
4. Acurçament de les superfícies articulars dels metapodials.
5. Acurçament del *corpus calcani* i estretament del *sustentaculum tali* al calcani.
6. Fusions dels ossos tarsals (gran cuneiform amb navicocuboid, i aquest complex amb el metatarsià)
7. Adquisició d'un índex intermembral elevat (relació membre anterior/posterior).
8. Presència de mòsques fondes a les superfícies articulars de les falanges per a la inserció dels tendons interarticulars.

Les respectives interpretacions funcionals d'aquests canvis adaptatius són les següents:

1. Adquisició d'una major estabilitat a la locomoció, en situar-se més aprop de terra el centre de gravetat (ALCOVER, 1976).
2. Adquisició d'una major resistència al trenca-ment (ALCOVER *et al.*, 1981).

structures: the locomotion, the feeding structure and the morphology of both the cranium and the jaw.

The locomotor structure of Myotragus underwent several adaptive changes. Such adaptations reveal that Myotragus, far from being an anomalous species was a very well adapted species to the insular environments, exhibiting a low-gear locomotion (SONDAAR, 1977). The acquisition of this locomotion was possible by the absence of mammal predators. The most noticeable features of the Myotragus postcranial skeleton, in relation to this locomotion, are the following:

1. Shortening of the metapodials
2. Increase of massivity of the long bones (especially the autopodian).
3. Peculiar structure of the pelvis (with a shortened ilion and an extended ischio-pubis).
4. Restricted for-aft movements in the distal articular surfaces of the metapodials.
5. Shortening of the corpus calcani and narrowing of the sustentaculum tali on the calcaneum.
6. Fusions of the tarsal bones (great cuneiform with the navicocuboid, and this latter complex joins with the metatarsal bone).
7. Acquisition of a high intermembral index (anterior/posterior limb relation).
8. Presence of deep notches for the insertion of interarticular tendons on the articular surfaces of the digits.

These adaptive changes are respectively interpreted as it follows:

1. Acquisition of a higher stability of locomotion lowering the center of gravity (ALCOVER, 1976).
2. Acquisition of a higher resistance to breakage (ALCOVER *et al.*, 1981).
3. Acquisition of more powerful movements (ALCOVER *et al.*, 1981).
4. Loss of the jumping ability (LEINDERS, 1979).
5. Acquisition of a higher tarsal stability (MOYÀ-SOLÀ, 1979).
6. Acquisition of a higher tarsal stability and loss of the ability to make zig-zag movements (LEINDERS & SONDAAR, 1974).
7. Unknown (SPOOR, 1988).
8. Absolute immobilisation of the vertical digits (could be the first step towards a fusion of all the phalanges; KÖHLER 1993).

*It should be noted here that not all these morphological acquisitions were simultaneously achieved, i.e., at the same rate (ALCOVER *et al.*, 1981). The robustness of limbs was gradually obtained along all the evolutionary lineage of *M. balearicus*. On the contrary, the shortening of metapodials is a very early acquisition, so that shortened metapodials are already found in *M. antiquus*. It should also be mentioned that recent studies on *Myotragus* footprints (FORNÓS & PONS-MOYÀ, 1982; QUINTANA, 1993) also point to the low*

3. Adquisició d'una gran potència als moviments (ALCOVER *et al.*, 1981).

4. Pèrdua de la capacitat de botar (LEINDERS, 1979).

5. Adquisició d'una major estabilitat al tars (MOYÀ-SOLÀ, 1979).

6. Adquisició d'una major estabilitat al tars i pèrdua de la capacitat de fer moviments de ziga-zaga (LEINDERS & SONDAAR, 1974).

7. Desconeguda (SPOOR, 1988).

8. Immovilització dels dits (podria esser una primera passa cap a la fusió de totes les falanges, veure KÖHLER, 1993).

És interessant assenyalar aquí que no totes aquestes adquisicions morfològiques es varen obtenir simultàniament, a la mateixa velocitat (ALCOVER *et al.*, 1981). La robustesa dels membres s'ha anat adquirint bastant a poc a poc, al llarg de tota l'evolució de la línia evolutiva de *M. balearicus*. Per contra, l'acurçament dels metapodials és una adquisició molt primerenca, i ja trobam metapodials acurçats a *M. antiquus*. També mereix esser destacat que recents estudis sobre les icnites de *Myotragus* (FORNÓS & PONS-MOYÀ, 1982; QUINTANA, 1993) apunten igualment al tipus de locomoció de marxades curtes diagnosticat en base als estudis d'anatomia funcional.

Pel que fa als canvis en el complex mastegador, els més destacables han estat els següents:

1. Increment del grau d'hiposodontia als queixals i a les incissives. Com a culminació d'aquesta tendència a les incissives, va esdevenir l'obertura de l'arrel al I_1 , la qual va suposar l'adquisició d'unes incissives de creixement continu. Poc després d'aquesta adquisició es produeix una desaparició sobtada del I_2 i un poc més gradual del I_3 .

2. Reducció del nombre de dents. És el cas dels queixals i de les incissives. *M. balearicus*, l'espècie terminal del fílum, té tan sols una única incissiva de creixement continu (veure Figura 2), 2 premolars superiors, 1 premolar inferior i tres molars superiors i inferiors.

Els canvis esdevinguts a la dentició estan mancats d'una interpretació funcional clara. S'ha suposat que la hiposodontia està relacionada amb la mastiació d'un menjar més abrasiu (veure, p.e. SONDAAR, 1977). La reducció del nombre de dents permet la concentració de l'esforç masticatori a una zona més reduïda de la mandíbula (ALCOVER, 1976). Tot i això es requereixen nous estudis per esbrinar acuradament el significat adaptatiu d'aquests canvis.

El que és interessant recalcar aquí és que a la dentició s'observa una casta d'evolució on es combinen els dos models evolutius, suposadament excloents, actualment en debat. SPAAN *et al.* (1994) han demostrat, en base a l'estudi de l'evolució dels cavalls i dels hipopòtams insulars, com diferents tipus d'estructures evolucionen seguint diferents patrons evolutius. Aquest treball mostra que la polèmica existent entre gradualisme i puntuacionisme és, de fet, ar-

gear locomotion deduced from the functional anatomy study.

Regarding changes on the feeding structure, the following features are the most remarkable:

1. Increasing hypsodonty in molars and incisors. The culmination of the process on incisors was the opening of the I_1 root leading to the acquisition of evergrowing incisors. Shortly after this acquisition, the I_2 disappeared, apparently suddenly, and the I_3 did so gradually.

2. Reduction of the teeth number, molars and incisors. *M. balearicus*, the last species of the genus, had only one unique evergrown incisor (see Figure 2), 2 upper premolars, 1 lower premolar and 3 upper and lower molars.

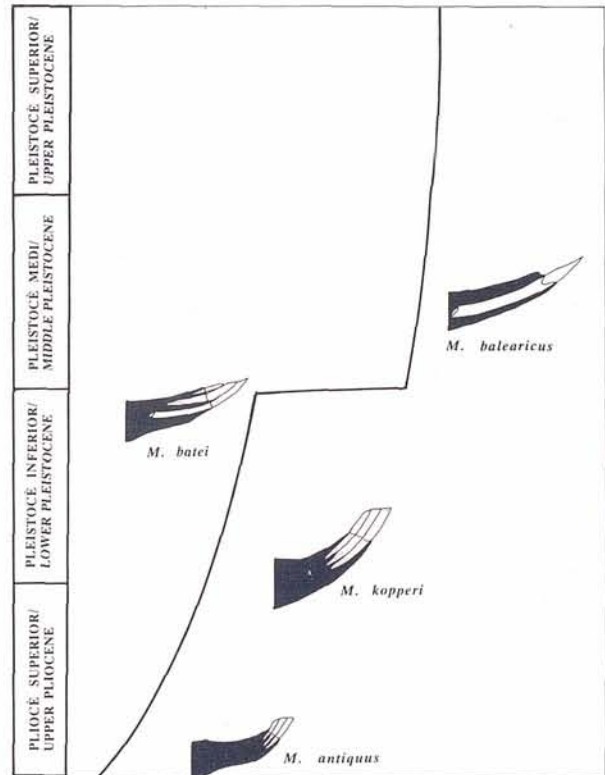


Figura 2: Canvis evolutius a la sèrie incissiva de *Myotragus*.

Figure 2: Evolutionary changes in the incisors of *Myotragus*.

There is a lack of clear functional interpretation of the changes occurred on teeth. It has been assumed that hypsodonty is related to the chewing of a more abrasive food (see SONDAAR, 1977). The reduction in number of teeth allows concentrated chewing effort in a smaller portion of the jaw (ALCOVER, 1976). Despite all that, more studies are required to clarify the adaptive meaning of the changes.

It is interesting to note that the evolutionary changes seen in the dentition of *Myotragus* support the observation of SPAAN *et al.* (1994). By studying the evolution of insular hippopotami and horses SPAAN *et al.* (1994) have demonstrated that different

tificial, i que dintre una mateixa línia evolutiva diferents tipus d'estructures evolucionen seguint diferents patrons. L'anàlisi de l'evolució de la línia filètica de *M. balearicus* permet anar encara més enfora. Per un costat, les taxes de canvi evolutiu són diferents per als diferents canvis morfològics analitzats. Fins i tot l'anàlisi d'un mateix sistema (locomotor o alimentici) revela que els diferents caràcters han evolucionat a diferent velocitat. Per una altra banda, com a mínim al llarg de l'evolució d'un caràcter (la sèrie incisiva de *Myotragus*) s'observa una evolució gradual entre *M. antiquus* i *M. batei*, mentre que el pas entre *M. batei* i *M. balearicus* sembla representar un cas d'evolució per puntuacionisme. Probablement l'obertura de l'arrel del I_1 va representar una adquisició-clau per a l'evolució de l'alimentació de *Myotragus*. Aquesta «revolució» degué ésser el factor clau per a explicar la sobtada desaparició del I_2 .

En qualsevol cas, l'evolució sembla, doncs, ésser més complexa que el que simplificacions com el puntuacionisme han volgut indicar. Aquesta és una sòlida conclusió provinent també de l'estudi dels fòssils de *Myotragus* trobats a les caveres mallorquines.

Transcendència biogeogràfica d'aquestes faunes

El registre fòssilífer càrstic de vertebrats i de caragols documenta d'una manera clara i robusta que aquestes illes, talment com el massís cirno-sard (Còrsega i Sardenya), no han estat unides als continents circumdants durant tot el Pliocè i Quaternari. En efecte, ni a les Gimnèsies ni a les Pitiüses durant tot aquest període es produeix cap entrada d'elements faunístics nous (la qual s'hauria produït d'haver hagut connexions amb els continents circumdants). A les Gimnèsies només pocs elements al·lòctons semblen haver-les colonitzat durant el Pleistocè. Aquest sembla haver estat el cas de *Mastus pupa* (CUERDA, 1974). Durant el Biharià (fa devers 800.000 anys) Còrsega i Sardenya varen ésser colonitzades per una fauna provinent del continent. No obstant, les característiques d'aquesta fauna revelen que hi degué arribar al massís cirno-sard mitjançant colonització ultramarina (SONDAAR *et al.*, 1984; SONDAAR, 1987).

Els patrons evolutius registrats a *Myotragus*, suggereixen que durant la part inferior del Pliocè (probablement Pliocè inferior i medi) l'actual illa de Mallorca probablement estava constituïda per dues unitats separades, a cadascuna de les quals hi degué evolucionar una línia particular de *Myotragus*. En efecte, *Myotragus* sp. A, *Myotragus* sp. B (PONS-MOYÀ, 1990) i *M. peponellae* constitueixen una línia que aparentment no continua amb una altra, la línia *M. antiquus* — *M. balearicus*. El model que suggereixen els fòssils obtinguts als jaciments càr-

kinds of structures evolve according different evolutionary patterns. This work shows that the controversy between gradualism and punctationism is an artifact. In the same evolutionary lineage, different types of structures can evolve according different patterns. Analysing the evolution of the phyletic lineage of M. balearicus we can observe, on one hand, that the evolutionary change are different of rate for every morphological change which was studied. Also, when analysing the same structure (locomotion or feeding), it appears that every character evolved at a different rate. On the other hand, it can be observed, at least through the evolution of one character (the incisors series of Myotragus), that while there was a gradual evolution between M. antiquus and M. batei, the step from M. batei to M. balearicus seems to be an example of punctuated evolution. It seems likely that the opening of I_1 root represented a key-acquisition to the feeding adaptations of Myotragus. This «revolution» might have been the key-factor that would to explain the sudden disappearance of I_2 .

Evolution seems to be more complex than those simplifications, as punctationism, intend it to be. This is a solid conclusion coming also from studies on Myotragus fossils which were found inside Mallorcan caves.

Biogeographical importance of those faunas

*The karstic fossiliferous record of vertebrates and snails indicates that these islands, as well as the cirno-sard massif (Corsica and Sardinia), were not linked to the surrounding continents during the entire Pliocene and Quaternary. In fact, no new arrivals of non-flying vertebrates occurred during all that period into the Gymnesics or Pityusics. In the Gymnesics, just a few allochthonous elements seem to have colonized the islands during the Pleistocene period; this seems to be the case of Mastus pupa (CUERDA, 1974). During the Biharian (800,000 years ago) Corsica and Sardinia were colonized by a fauna coming from the continent, but its characteristics reveal that it reached the cirno-sard massif through overseas immigration (SONDAAR *et al.*, 1984; SONDAAR, 1987).*

The evolutionary patterns recorded in Myotragus suggest that during the earlier Pliocene (probably Lower and Middle Pliocene), Mallorca consisted of isolated units, where different lineages of Myotragus evolved. One, Myotragus sp. A, Myotragus sp. B (PONS-MOYÀ, 1990) and Myotragus peponellae; the other, apparently not derived from the first one, the lineage from M. antiquus — M. balearicus. The model derived from those fossils found in karstic deposits from the Balearics, point to the lineage

tics de les Balears apunten a que la línia que donà lloc a *M. balearicus* inicialment hauria evolucionat localment a una de les dues illes, i que probablement quan les dues illes s'uniren els representants d'aquesta línia degueren desplaçar els de l'illa petita.

Una cosa similar sembla haver esdevingut durant les darreres glaciacions. Les dades de que disposem suggereixen que la forma provinent de l'illa gran (Mallorca, *M. balearicus*) hauria desplaçat l'espècie que localment hauria evolucionat a l'illa petita (Menorca, línia de *M. binigaussensis*; veure MOYÀ-SOLÀ & PONS-MOYÀ, 1990).

El registre fòssilífer obtingut revela, així mateix, altres dades biogeogràfiques interessants. Sabem ara que les Gimnèsies i les Pitiüses varen esser colonitzades durant el Messinià per una mateixa fauna, que és la que també va colonitzar a la mateixa època el massís cirno-sard. Entre aquests tres grups d'illes s'observen nombroses diferències faunístiques que cal considerar com a regionals (diferent nombre d'espècies, diferent representació del mateix grup de tàxons, espècies vicariants, etc). Així com durant el Biharià s'ha detectat una renovació faunística al massís cirno-sard, a les Pitiüses s'ha postulat una catàstrofe, encara no identificada, que va implicar la desaparició d'una part considerable de la fauna que havia a aquest arxipèlag durant el Pliocè i Pleistocè inferior (FLORIT *et al.*, 1989; ALCOVER *et al.*, 1994).

L'estudi dels fòssils provinents dels jaciments càrstics de les Gimnèsies i les Pitiüses és un element d'interès per a la discussió de l'anomenada «teoria de l'equilibri insular» de MacARTHUR & WILSON (1967). Aquesta és una teoria important en Biogeografia ecològica, que ha estat objecte de crítiques fortes per part de diversos autors (veure, per exemple, STEADMAN, 1986).

Una de les suposicions d'aquesta teoria consisteix en l'existència d'una renovació faunística al llarg del temps. El registre fòssilífer de mamífers, rèptils, amfibis i gasteròpodes del Pliocè i Pleistocè d'aquestes illes no recolza l'existència de cap renovació faunística al llarg de períodes molt llargs de temps. Algunes espècies s'han extingit (almenys 2 rosegadors, una tortuga de talla gran, i 17 espècies de caragols del Pleistocè inferior d'Eivissa, i 1 amfibi del límit Plio-Quaternari a Mallorca i Menorca), sense que altres espècies pertanyents a les mateixes Classes les hagin substituït. Un gasteròpode (*Mastus pupa*) va colonitzar Mallorca, Menorca i Cabrera durant les darreries del Pleistocè mitjà o els començaments del Pleistocè superior, sense que la seva immigració implicàs cap pèrdua faunística entre els caragols prèviament existents.

L'única renovació faunística registrada és la corresponent al canvi entre la fauna d'ocells del Pleistocè inferior d'Eivissa i la fauna posterior a l'esdeveniment catastròfic registrat.

La interpretació de la història biogeogràfica dels ocells resulta més complexa. Sabem ara que la fau-

ending with *M. balearicus* as locally evolved in one of the two islands, so that probably once these were linked its representatives might have displaced the original ones from the small island.

Something similar took place during the last glaciations. The available data suggest that the form originating in the main island (Mallorca, *M. balearicus*) would have replaced the species locally evolved on the smaller island (Menorca, lineage of *M. binigaussensis*; see MOYÀ-SOLÀ & PONS-MOYÀ, 1990).

Moreover, the fossiliferous record obtained reveals interesting biogeographical data. At present, we know that during the Messinian both the Gymnesics and the Pityusics were colonized by the same fauna, which also is the same that, simultaneously, colonized the cirno-sard massif. But also these three groups of islands have peculiar differences, which should be interpreted as regional variations of the fauna that colonized them. The main differences are: the different number of species present on each island group, the different species within the same or related genera, vicariant species, etc. Whereas during the Biharian period a faunistic turnover has been detected on the cirno-sard massif, on the Pityusics an unidentified catastrophic event has been postulated. Such a catastrophic event would have caused the extinction of a great part of the Lower Pleistocene fauna.

The study of fossils coming from karstic deposits of the Gymnesic and Pityusic Islands is relevant for the discussion of the «insular equilibrium theory» of MacARTHUR & WILSON (1967). It is considered an important theory for the ecological biogeography, and it has been the object of strong criticism by different authors (see STEADMAN 1986).

One of the assumptions of this theory is that an equilibrium in number of species is reached on the islands due to a faunistic turnover throughout time. New immigrants would replace earlier colonizers which become extinct. In consequence, the composition of the island fauna would change continuously. The fossil record of mammals, reptiles, amphibians and gastropods from the Pliocene and Pleistocene of the Gymnesic and Pityusic Islands does not support the faunistic turnover postulated by the theory of island biogeography. Some species have become extinct (at least 2 rodents, one big-sized tortoise, and 17 gastropod species from Eivissa because a catastrophic geologic event, and 1 amphibian from the Plio-Quaternary boundary of Mallorca and Menorca) without any turnover happened. One gastropod (*Mastus pupa*) did colonize Mallorca, Menorca and Cabrera by the end of the Middle Pleistocene or beginning of the Upper Pleistocene, without causing any faunistic loss among the previously living snails.

The only faunistic turnover recorded concerns to the faunistic substitution of the avifauna from the

na vertebrada del Pleistocè superior de les Pitiüses està composta per tan sols rates pinyades, una sargantana i molts d'ocells. El registre que tenim dels darrers 30.000 anys és força complet (bé que una part de la fauna ornítica està encara pendent de determinació). Des de fa 30.000 anys fins l'arribada de l'home l'ornitofauna pitiüsa sembla haver estat més o menys constant. No s'ha obtingut cap evidència clara de renovació faunística al llarg d'aquest període. En qualsevol cas, es requereixen més investigacions sobre aquest punt.

Interès paleoecològic

L'estudi dels materials obtinguts als dipòsits càrstics de les Gimnèsies i les Pitiüses és així mateix de gran importància per al coneixement de la paleoecologia d'aquestes illes. La composició faunística del Pleistocè d'aquestes illes és radicalment diferent de la de les faunes coetànies continentals. Les faunes insulars són relativament pobres en espècies (respecte els continents), disharmòniques i amb endemismes. La importància relativa que tengueren els diferents tipus faunístics era diferent de la que aquests mateixos tipus tenen als continents, i en conseqüència l'ecologia de les illes degué ésser també summament peculiar.

Les faunes de mamífers, rèptils i amfibis són summament pobres en espècies, especialment en les Pitiüses, on aparentment mai visqueren amfibis, i on no hi havia mamífers terrestres durant el Pleistocè superior. Mallorca i Menorca contenien només tres espècies de mamífers, un rèptil i un amfibi (dos al Pliocè i Pleistocè inferior). Per contra, les faunes ornítiques semblen haver tengut una gran importància en el passat, i actualment no hi ha dubtes que les Gimnèsies, i sobretot les Pitiüses, eren més riques en ocells que actualment (en densitat d'individus i probablement també en nombre d'espècies que hi viuen).

Un factor ecològic de suma importància radica en l'absència de mamífers depredadors. Com a altres illes del Món (SONDAAR 1977; ALCOVER & McMINN, 1994), aquest ha estat un factor clau que ha condicionat els processos nesoevolutius dels tàxons que s'han lliurat d'aquests depredadors.

La diferent composició faunística de les Gimnèsies i de les Pitiüses té, així mateix, implicacions ecològiques clares. A les Gimnèsies l'espècie que ha exercit el paper de superdepredador ha estat l'àguila reial *Aquila chrysaetos*. Aquesta espècie, inexistente a l'actualitat a les Gimnèsies, ha hagut d'ésser abundant en el passat (ha estat localitzada a 2 jaciments de Mallorca: Cova de Llenaire, Cova Nova), mentre que a les Pitiüses probablement mancava (no hi ha estat trobada, tot i que s'hi han exhumat més de 100.000 ossos d'ocells). En aquest arxipèlag el superdepredador era l'àguila marina *Haliaeetus albicilla*, talment com esdevé a altres illes oceàniques manca-

Lower Pleistocene of Eivissa by the fauna posterior to the catastrophic event mentioned above.

Interpretation of the biogeographical history of birds becomes more complex. Nowadays, we know that the vertebrate fauna from the Upper Pleistocene of the Pityusics consists only of several species of bats, one species of lizard and many of birds. Available records from the latter 30,000 years are highly complete (although there still remains a part of the fossil bird fauna to be determined). Since from 30,000 years ago to the arrival of man, the bird species from Eivissa seem to have remained more or less constant. No clear evidence of faunistic turnover has been obtained along this period. Nevertheless, more research on this point is required.

Paleoecological interest

The study of the materials obtained from karstic deposits in the Gymnesic and Pityusic Islands is also of great importance regarding their paleoecology. Their faunistic composition from the Pleistocene is extremely different from that of the contemporary faunas from the continents. Insular faunas show a rather low number of species (if compared with the continental ones), are disharmonic (unbalanced) and present endemic taxa. The importance that the faunistic types had on the islands, was certainly different to that showed by the same types in the continents. As a consequence, the insular ecology must have been also very peculiar.

Mammals, reptiles and amphibians were represented by extremely low numbers, especially on the Pityusics, where, apparently, the amphibians never inhabited and the terrestrial mammals were absent during the latter Pleistocene. In Mallorca and Menorca there were only three species of mammals, one reptile species and one amphibian species (two during the Pliocene and Lower Pleistocene). On the contrary, ornithic faunas seem to have been greatly relevant in the past and, at present, it is out of doubt that the Gymnesics, and mostly the Pityusics, dwelled more birds than they do today (in density of individuals and, probably, also in number of breeding species).

A very outstanding ecological factor is the absence of predator mammals. Like in other islands (SONDAAR, 1977; ALCOVER & McMINN, 1994), this has been a key-factor which conditioned the nesoevolutionary processes that those taxa free of predators undergone.

*The different faunistic composition of the Gymnesics and the Pityusics has also certain ecological implications. On the Gymnesics, the role of superpredators was played by the Golden Eagle *Aquila chrysaetos*. This species, now disappeared on the Gymnesic Islands, must have been abundant during the past (it has been found within two Mallorcan deposits: Cova de Llenaire, Cova Nova),*

des de mamífers-presa (ALCOVER & McMINN, 1994).

El registre fòssilífer obtingut als jaciments càrstics del Pleistocè de les Gimnèsies i les Pitiüses revela també que els herbívors pastadors han estat ben diferents a ambdós arxipèlags. Això ha suposat unes pressions segurament molt diferents sobre la vegetació. Així, a Mallorca i Menorca *Myotragus* ha estat un pastador molt potent, i per mor de la seva dentició potent, altament especialitzada, amb poques dubtes ha d'esser considerat com a un tàxon clau per a l'ecologia dels ecosistemes insulars. A Eivissa i Formentera durant el Pleistocè superior no hi ha hagut mamífers «pastadors», i el pastoreig sobre la vegetació degué ésser exercit essencialment per oques de talla petita, les quals són molt abundants al registre fòssilífer pitiús (i summament escasses al gimnèsic).

Molts dels aspectes de la paleoecologia de les illes se'ns escapen. El registre palinològic és molt escàs a les Balears. Donada la seva estabilitat al llarg del temps, ni les faunes de mamífers, ni les de rèptils i amfibis, ni les poques dades que tenim sobre plantes fòssils, han lliurat dades rellevants respecte la paleoclimatologia d'aquestes illes. Només uns pocs ocells han resultat ésser d'utilitat com a indicadors bioclimàtics. Els canvis climàtics del Pleistocè coneguts als continents s'han d'haver donat també a les illes, tot i que probablement d'una forma amortiguada. En qualsevol cas, no afectaren la composició de les faunes de mamífers, rèptils i gasteròpodes.

La presència de quantitats molt elevades d'ocells marins al Pleistocè de les Pitiüses s'ha relacionat amb l'existència d'un front marí d'elevada productivitat entre aquestes illes i la Península Ibèrica (FLORIT *et al.*, 1989). Aquest front existeix a l'actualitat i els fòssils provinents de les coves eivissenques són testimoni de la seva existència en el passat, almenys des del Pleistocè inferior (ALCOVER, 1989), però probablement des d'abans. Aquest front es relaciona amb el sistema de corrents marines de la Mediterrània occidental. La manca de colonització de les illes Pitiüses rera l'esdeveniment catastròfic registrat, pot estar també relacionat amb aquest sistema de corrents (o amb la proximitat temporal de l'esdeveniment catastròfic).

En resum, l'estudi dels materials paleontològics de vertebrats del Pliocè i Pleistocè de les Gimnèsies i de les Pitiüses s'ha pogut realitzar gràcies a la seva obtenció a jaciments càrstics. Aquest estudi és de gran transcendència per al coneixement de les faunes del passat, dels processos nesoevolutius que originaren diversos endemismes insulars, així com també de la paleoecologia i la història biogeogràfica d'aquestes illes. Endemés, donades les característiques peculiars dels dipòsits càrstics de les Gimnèsies i les Pitiüses, l'estudi d'aquestes faunes té una transcendència molt gran en la discussió de models biogeogràfics i evolutius aplicables arreu del Món.

*whereas it was probably absent in the Pityusics (it has not been found there, although more than 100,000 bird bones have been exhumated). On this archipelago, the Sea Eagle *Haliaeetus albicilla* displayed the role of superpredator, as it occurs on other oceanic islands where terrestrial mammals are absent (ALCOVER & McMINN, 1994).*

*The fossiliferous record from the Pleistocene karstic deposits of the Gymnesic and Pityusic Islands reveals also that herbivory has been obviously different on both archipelagos. This fact probably derived in a very different kind of pressures on vegetation. In Mallorca and Menorca, *Myotragus* was a voracious grazer and, due to its strong and highly specialized dentition, it must be undoubtedly considered as a key-taxon for understand the ecology of insular ecosystems. During the Upper Pleistocene, in Eivissa and Formentera there were no «grazing» mammals, and grazer pressures on the vegetation was probably exercised mainly by small-sized geese, which are greatly abundant in the Pityusic fossiliferous record (and extremely scarce in the Gymnesic one).*

Many aspects of the paleoecology of the islands has not be studied. The palynologic record on the Balearics is particularly scarce. Because of an assumed climatic stability on islands throughout time, without evidence of change among the mammalian, reptilian and amphibian faunas, together with the scarcity of data on fossil plants, little information concerning the paleoclimatology of these islands exists. Just a few birds have appeared to be useful as climatic indicators. In consequence, there is little information on the paleoclimatology of these islands. But the climate changes in the Pleistocene known from the mainland must have present also on the islands, but did not affected in an important way the faunistic composition.

*The presence of high quantities of sea birds during the Pleistocene from the Pityusics has been related to the existence of a marine front of high productivity between these islands and the Iberian Peninsula (FLORIT *et al.*, 1989). Such a front does exist at present, and the fossils from the caves of Eivissa give testimony of its presence in the past, at least since the Lower Pleistocene (ALCOVER, 1989), but, more likely, since earlier. This front is related to the marine current system of the Western Mediterranean. The lack of colonization of the Pityusics after the catastrophic event that took place could also be related to such current system (or with the temporal proximity of the postulated catastrophic event).*

In conclusion, the study of paleontological materials of vertebrates from the Pliocene and the Pleistocene of the Gymnesic and Pityusic Islands has been possible thanks to their existence in karstic deposits. Such a study is of great importance for the knowledge of past faunas, of the nesoevolutionary processes which gave rise to diverse insular endemic

Agraïments

Aquest treball s'inclou en el Projecte de Recerca del CSIC PB91-0055, finançat per la DGICYT. L'estància del primer dels autors a Palma s'ha pogut realitzar gràcies a la concessió d'un any sabàtic pel Ministeri d'Educació i Ciència (SAB94-0191 de la DGICYT). La versió anglesa es deu a Natalia Llorente, amb aportacions significatives de Cristian R. Alta-ba i Anna M. Traveset. El treball s'ha vist beneficiat per la feina editorial de Guillem X. Pons i Jaume Damians.

Bibliografia / References

- ALCOVER, J.A. (1976): L'evolució de *Myotragus* Bate 1909 (Artiodactyla, Rupicaprini), un procés biològic lligat al fenomen de la insularitat. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 40:59-94.
- ALCOVER, J.A. (1987): Mamífers i illes: síntesi de models de colonització en Biogeografia històrica i la seva aplicació a la Mediterrània. *Paleontologia i Evolució*. 21:69-74.
- ALCOVER, J.A. (1989): Les aus fòssils de la Cova de Ca Na Reia. *Endins*. 14-15:95-100.
- ALCOVER, J.A. (1992): Fossils and Caves. In CAMACHO, A.I. (Ed.), «The Natural History of the Biospeleology». *Mon. Mus. Nac. Cien. Nat.* 7:199-221.
- ALCOVER, J.A. & McMINN, M. (1994): Vertebrate Predators on Islands. *BioScience*. 44:12-18.
- ALCOVER, J.A. & ALTABA, C.R. (1995): Terres isolades: les illes. In FOLCH, R. (Ed.), «Biosfera» vol. 9:338-368.
- ALCOVER, J.A.; McMINN, M. & ALTABA, C.R. (1994): Eivissa: a Pleistocene Oceanic-like Island in the Mediterranean. *Nat. Geogr. Research and Exploration*. 10:236-238.
- ALCOVER, J.A.; MOYÀ-SOLÀ, S. & PONS-MOYÀ, J. (1981): *Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats fòssils del Plió-Quaternari de les Balears i Pitiüses*. Mon. Cient, Edit. Moll, 1:1-260.
- ANDREWS, P. (1990): *Owls, Caves and Fossils*. The Natural History Museum, London, 231 pp.
- CHAMBERS, S.M. & STEADMAN, D.W. (1986): Holocene terrestrial faunas from Isla Santa Cruz and Isla Floreana: evidence for late Holocene declines. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 21:89-110.
- CUERDA, J. (1975): *Los Tiempos Cuaternarios en las Baleares*. Edit. Inst. Est. Bal., 304 pp.
- DAMIANS, J.; ENCINAS, J.A.; JANES, M.A.; PONS, G.X. & TRIAS, M. (inèdit): Actualització de l'inventari espeleològic de les Balears.
- FLORIT, F.; MOURER-CHAUVIRÉ, C. & ALCOVER, J.A. (1989): Els ocells pleistocènics d'Es Pouàs, Eivissa. Nota preliminar. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 56:35-46.
- FORNÓS, J.J. & PONS-MOYÀ, J. (1982): Icnitas de *Myotragus balearicus* del yacimiento de Ses Piquetes (Santanyí, Mallorca). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*. 26:135-144.
- JUNIPER, B.E. (1984): The Natural Flora of Mallorca, *Myotragus* coming and its possible effects, and the coming of Man to the Balearics. *BAR Internat. Ser.* 229:145-164.
- KÖHLER, M. (1993): Skeleton and Habitat of recent and fossil Ruminants. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*. 25:1-88.
- LEINDERS, J. (1979): On the osteology and function of the digits of some ruminants and their bearing on taxonomy. *Z.f.Säugetierkunde*. 44:305-318.
- LEINDERS, J. & SONDAAR, P.Y. (1974): On functional fusions in footbones of Ungulates. *Z.f.Säugetierkunde*. 39:109-115.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Mon. Pop. Biol. 1, 103 pp., Princeton.
- MOYÀ-SOLÀ, S. (1979): Morfologia funcional del tarso en el gènere *Myotragus* Bate 1909 (Artiodactyla, Rupicaprini). *Acta Geol. Hisp.* 3, 13:87-91.
- MOYÀ-SOLÀ, S. & PONS-MOYÀ, J. (1980): Una nueva especie del género *Myotragus* Bate 1909 (Mammalia, Bovidae) en la isla de Menorca, *Myotragus binigausensis* n.sp. Implicaciones biogeográficas. *Endins*. 7:37-47.
- PONS-MOYÀ, J. (1990): Estratigrafía y fauna del yacimiento kárstico de Cala Morlanda (Manacor, Mallorca). *Endins*. 16:59-62.
- QUINTANA, J. (1993): Descripción de un rastro de *Myotragus* e icnitas de *Hypnomys* del yacimiento cuaternario de Ses Penyes des Perico (Ciudadella de Menorca, Balears). *Paleontologia i Evolució*. 26-27:271-279.
- SONDAAR, P.Y. (1977): Insularity and its effect on mammal evolution. In HECHT, M.K., GOODY, P.C. i HECHT, B.M. (Eds.), «Major Patterns in Vertebrate Evolution». Plenum P.C., New York: 671-707.
- SONDAAR, P.Y. (1987): Pleistocene Man and extinction of islands endemics. *Mém. Soc. Géol. France*, N.S., 150:159-165.
- SONDAAR, P.Y. (1991): Island mammals of the past. *Sci. Progress*. Edinburgh 75:249-264.
- SONDAAR, P.Y., BOER, P.L. DE, SANGES, M., KOTSAKIS, T. & ESU, D. (1984): First record on a Paleolithic culture in Sardinia. *BAR Internat. Ser.* 229:29-60.
- SONDAAR, P.Y. & BRABER, F. (1988): Gli straordinari abitanti delle isole. *Contr. Comunità Montana del Nuorese*. 9:1-32.
- SPAAN, A.; SONDAAR, P.Y. & HARTMAN, W. (1994): The Structure of the Evolutionary Process. *Geobios*. 27:385-390.
- SPOOR, C.F. (1988): The body proportions of *Myotragus balearicus* Bate (1909). *Proc. Konink. Ned. Ak. v. Wetenschappen*, ser. B, 91:285-293.
- STEADMAN, D.W. (1986): Holocene fossil vertebrates from Isla Floreana, Galápagos. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 413:1-103.
- SUTCLIFFE, A.J. (1976): Cave Paleontology. In FORD, T.D. i CULLINGFORD, C.H.D. (Eds.), «The Science of Speleology»: 495-520.