

Het paleontologische belang van de karstgrotten van de Balearen

Josep Antoni Alcover, Miguel McMinn, Bartomeu Segui, Paul Y. Sondaar en John de Vos

SAMENVATTING

Het belang van grot- en spleetopvullingen in het karstgebied van de Balearen wordt bediscussieerd. Deze grotten en spleetopvullingen bevatten fossielen van de bovide *Myotragus*, waarvan de evolutionaire veranderingen in het gebit en skelet besproken worden. Verder worden de verschillen in faunasamenstelling tussen de Gymnesen (Mallorca en Menorca) en de Pityusen (Ibiza en Formentera) besproken.

SUMMARY

The importance of karstic caves and fissure fillings of the Balears for the paleontology is discussed. These caves and fissure fillings contain fossils from the bovid *Myotragus* of which the evolutionary changes in dentition and postcranial elements are discussed. Further the differences in faunal composition between the Gymnesics (Mallorca and Menorca) and the Pityusics (Ibiza and Formentera) are discussed.

Inleiding

Voor de paleontologie is de belangrijkste eigenschap van een karstgebied, dat zich in de daarin aanwezige grotten en spleten zowel sedimenten als organisch materiaal kunnen ophopen. Fossielen uit karstgrotten spelen nog steeds een belangrijke rol in de paleontologie (SUTCLIFE, 1976; ANDREWS, 1990; ALCOVER, 1992). Grotten zijn dikwijls van belang, omdat:

- 1) in grotten over het algemeen voorwaarden heersen die geschikt zijn voor fossilisatie;
- 2) dier- en plantenresten, die kunnen fossiliseren, zich daar kunnen ophopen (gewoonlijk zijn dat tanden, beenderen en schelpen, maar ook pollenkorrels en soms zelfs andere dier- en plantenresten);
- 3) in grotten soms stratigrafische pakketten zijn afgezet, die een aanzienlijke tijd omspannen.

Grotten zijn zowel in tijd als ruimte beperkt. De fossielen worden over het algemeen slechts op bepaalde plaatsen in de grotten gevonden, zodat opgraven relatief eenvoudig is, mits men bekend is met de speleologische technieken. Fossilhoudende afzettingen kunnen geïdentificeerd en bestudeerd worden, zelfs lang nadat de grot, waar het materiaal zich eens ophoopte, verdwenen is.

De ophoping van de overblijfselen in een grot is afhankelijk van een aantal omstandigheden, de zogenaamde tafonomische omstandigheden. Deze zijn zowel afhankelijk van omstandigheden buiten de grot, namelijk factoren die er voor zorgen dat overblijfselen de grot in getransporteerd worden, als omstandigheden die in de grot werkzaam zijn. Wat de eerste categorie betreft, kunnen we geologische processen noemen, zoals transport door water. Maar ook biologische aspecten kunnen een belangrijke rol spelen (ANDREWS, 1990; ALCOVER, 1992), zoals uilen (*Strigiformes*) en andere vertebraten-etende soorten,

waaronder de mens. De tafonomische processen die leiden tot de vorming van fossilhoudende afzettingen in grotten zijn zeer divers, zelfs voor één stratigrafische eenheid kunnen ze verschillend zijn. De verschillende fauna elementen kunnen door verschillende tafonomische processen in de grot zijn gekomen. Veel microvertebraten bijvoorbeeld, komen in de grot terecht door middel van braakballen van uilen, terwijl resten van slakken in een grot kunnen komen door passief transport van de sedimenten waarin ze zitten (zie bijvoorbeeld CHAMBERS & STEADMAN, 1968).

In grotten zijn de verwerings- en biologische ontbindingsprocessen over het algemeen afwezig. Het komt voor dat dierresten gevonden worden met de beenderen nog in anatomische positie, die aangeven hoe ze in de grot zijn gestorven.

Het stratigrafisch bereik van fossilhoudende afzettingen in grotten kan een aanzienlijke tijd beslaan. Bijvoorbeeld in de Canet grot op Mallorca is een stratigrafische afzetting van meer dan 1,8 miljoen jaar, maar helaas niet continu. Over het algemeen is de tijd per grot beperkt tot maximaal een paar honderdduizend jaar. Op Ibiza bijvoorbeeld, vinden we in Es Pouàs een ononderbroken stratigrafische afzetting die meer dan 30.000 jaar beslaat. En buiten de Balearen, op Sardinië (Italië) bevat de Corbeddu grot een continue stratigrafische afzetting van meer dan 50.000 jaar.

Hier moet toch even de nadruk gelegd worden op het feit dat op eilanden grotten van grote paleontologische betekenis zijn (SONDAAR, 1991). Het zijn over het algemeen de enige plaatsen waar fossiele vertebraten gevonden kunnen worden, daar grote meer- en rivierafzettingen bijna altijd ontbreken. Een aanzienlijk deel van de vertebraten paleontologie van eilanden over de hele wereld is uitsluitend bekend dankzij de studie van grotten. Daar

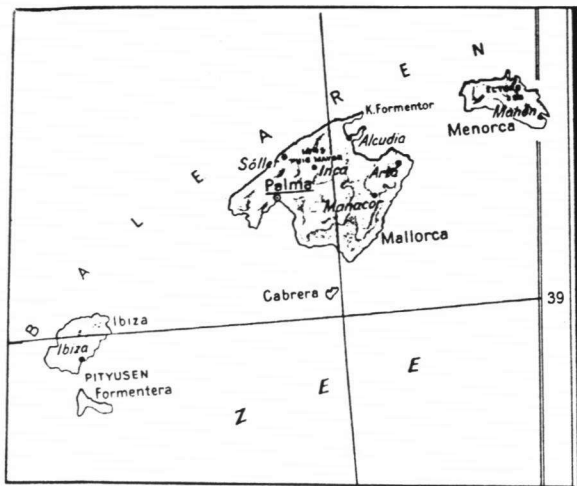


Fig. 1: Kaartje van de Balearen

Fig. 1: Map of the Balearics

eilanden belangrijk zijn voor het bestuderen van de evolutie, is de belangstelling voor grotten dan ook tot dit vakgebied doorgedrongen. Als je verder nog weet dat alle oceanische en oceaanachtige eilanden beschouwd kunnen worden als belangrijke plaatsen voor de biodiversiteit van vertebraten op aarde (ALCOVER & ALTABA, 1995), kun je het belang van de fossielen in grotten op eilanden voor vakken als taxonomie, systematiek en zelfs natuurbescherming wel voorstellen. Alles tezamen betekent dit dat de paleontologie belangrijk is voor de speleologie, terwijl de speleologie op haar beurt natuurlijk weer onmisbaar is voor de paleontologie.

De studie van het grottenmateriaal van de Balearen (fig.1) is van belang voor de kennis van de malacologische fauna en wat veel belangrijker is, voor die van de fossiele vertebraten van het Mioceen, Pliocene en het Quartair. De overvloed aan grotten (DAMIANS *et al.*, ongepubliceerd), waarvan een groot aantal fossilhoudende afzettingen met slakken en vertebraten bevat, maken de 'fossil-record' van de Balearen veel completer dan van menig ander eiland. Bovendien zijn de fossilhoudende grotten zo talrijk dat, hoewel een afzetting per grot slechts een korte tijd vertegenwoordigt, ze gezamenlijk toch een tijdsperiode van meer dan 5,5 miljoen jaar beslaan; een grotere en completere tijdsperiode dan op welk ander eiland ter wereld dan ook. Dat er zoveel grotten bekend zijn, is mede te danken aan de activiteiten van de speleologen van de Balearen.

Verder is er ook een goede kennis van de paleogeografie en paleoklimatologie van de Balearen, door de studies van de quartaire terrassen (CUERDA, 1975). Gegevens die hieruit voortvloeien zijn gemakkelijk in te passen in de paleontologische gegevens van de grotten. Dit alles tezamen maken de Balearen, en in het bijzonder de Gymnesen tot uitstekende gebieden voor de studie van de evolutie van de uitgestorven dieren.

Fossiele vertebraten van de Balearen

Het belangrijkste doel van dit artikel is de Pliocene en Quartaire vertebraten fauna's van de Balearen te bespreken. Deze fauna's zijn bijna uitsluitend bekend door studies van fossielen die uit karstgrotten komen. In totaal zijn er niet minder dan 134 taxa van vertebraten gevonden, die als volgt over de eilanden verdeeld zijn: 84 vertebraten op Mallorca (17 zoogdieren, 64 vogels, 1 reptiel en 2 amfibieën), 12 op Menorca (7 zoogdieren, 2 vogels, 1 reptiel en 2 amfibieën) en 73 op Ibiza (7 zoogdieren, 64 vogels, en 2 reptielen). Er is slechts één soort die niet van een karstafzetting afkomstig is: namelijk *Puffinus mauretanicus*, van het Laat Pleistoceen/Holoceen van Mallorca (McMINN, ongepubliceerd).

Men denkt dat de meeste van de Pliocene en Quartaire vertebraten fauna's van de Balearen deze eilanden in het Messinien (5,5 miljoen jaar geleden) koloniseerden. Gedurende deze tijd waren de Balearen, evenals Corsica en Sardinië verbonden met het vasteland tengevolge van het opdrogen van de Middellandse Zee. De kolonisatie van deze eilanden was echter gebrekkig door een ecologische filter die ze toch een beetje isoleerde: namelijk de zoute woestijnen waardoor ze omgeven waren (ALCOVER, 1987). Toen de Straat van Gibraltar zich opende, gedurende de Pliocene transgressie, werden al deze eilanden tot nu aan toe geïsoleerd van het vasteland. De soorten die zich al op de eilanden bevonden, ondergingen zogenaamde neso-evolutionaire veranderingen (dit betekent evolutionaire veranderingen onder eiland omstandigheden).

Het evolutionaire belang van de fauna's

Endemische eiland-zoogdierfauna's zijn voorbeelden van de zogenaamde "vreemde" eilandbewoners (SONDAAR & BRABER, 1988). Zij zijn het resultaat van de evolutionaire processen onder eilandomstandigheden, die geen vergelijkbare duidelijke ecologische homologiën op het vaste land hebben. Studies van dergelijke eiland-endemen is van groot belang voor de evaluatie van evolutionaire processen (SPAAN *et al.*, 1994; SONDAAR, 1994).

De bovide *Myotragus* is een middelgroot zoogdier dat een langere eiland-evolutionaire geschiedenis vertoont dan welk ander dier dan ook op de Middellandse Zee eilanden. Gedurende 5,5 miljoen jaar ontwikkelden zich verschillende evolutionaire lijnen van *Myotragus* op de eilanden Mallorca en Menorca. Het grote aantal grotten van Mallorca en Menorca en fossielen die daaruit komen, de overlap in tijd tussen de verschillende grotten en de nauwkeurigheid van de 'fossil record', zijn zodanig dat nergens ter wereld het mogelijk is de evolutie van een eilandvorm, in dit geval *Myotragus*, gedurende zo'n lange tijd zo nauwkeurig te bestuderen.

De evolutie van *Myotragus* vertoont verschillende adaptieve morfologische veranderingen van verschillende functionele structuren. Deze veranderingen worden door

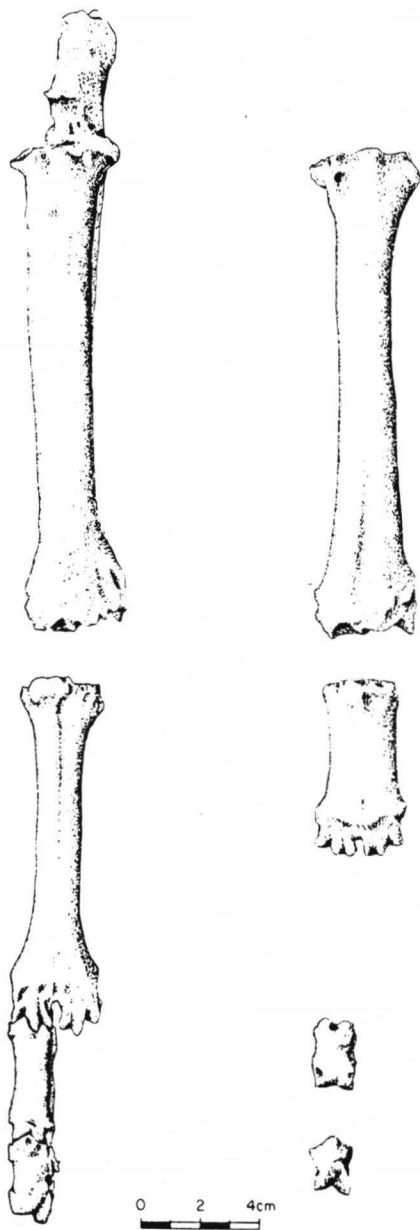


Fig. 2: Radius, metacarpus en vingerkootjes van de linkerkant van een recente geit (links) en *Myotragus balearicus*. Een opvallend kenmerk is de relatieve verkorting van de metacarp en de vingerkootjes in *Myotragus* gezien het feit dat dit gedeelte bij de geitenpoot al verkort is, vergeleken met andere boviden (naar Sondaar, 1977).

Fig. 2: Radius, metacarpal and phalanges from left, a recent goat (left) and *Myotragus balearicus* (right). A striking feature is the relative shortening of the metacarpal and phalanges in *Myotragus*, if we take in account that this part of the leg of the goat is also short compared to other bovids (after Sondaar, 1977).

mozaïek-evolutie verkregen, dat wil zeggen de verschillende structuren evolueerden met verschillende snelheden.

Tengevolge van het bijzondere karakter van de 'fossilrecord' van Mallorca en Menorca kan de evolutie van *Myotragus* gebruikt worden om de verschillende evolutiemodellen te evalueren. De evolutielijn van *Myotragus antiquus* naar *Myotragus balearicus* is het duidelijkst en zal hier behandeld worden.

De evolutionaire veranderingen hebben voornamelijk betrekking op drie structuren, namelijk: het voortbewegingsmechanisme, het kauwmechanisme en de morfologie van schedel en onderkaak.

De voortbewegingsstructuur van *Myotragus* onderging verschillende veranderingen. Deze aanpassingen tonen aan dat *Myotragus* niet één of ander gedegeneerde of afwijkende diersoort was, maar juist zeer goed aangepast was aan de eilandomstandigheden, zoals blijkt uit het hebben van een 'lage-versnelling voortbeweging' (SONDAAR, 1977). Het verkrijgen van deze 'low-gear locomotion' werd mogelijk gemaakt dankzij het ontbreken van zoogdierpredatoren. De opmerkelijkste veranderingen in het skelet van *Myotragus*, in relatie tot de voortbeweging, zijn de volgende:

- 1) verkorting van de metapoden (vooral in de voorpoten, fig. 2);
- 2) toename van de massiviteit van de lange beenderen (in het bijzonder de autopoden);
- 3) de merkwaardige structuur van het bekken (met een verkort ilium en een verlengde ischio-pubis);
- 4) een beperkte voor-achterwaartse beweging in het distale articulatievlak van de metapoden;
- 5) verkorting van het lichaam van het calcaneum en een vernauwing van de sustentaculum tali op het calcaneum;
- 6) vergroeiing van de tarsalia (het grote cuneiform met het navicocuboid; dit complex verenigt zich weer met de metatarsus, fig. 3);
- 7) verkrijgen van een hoge intermembrale-index (verhouding tussen de voorste en achterste ledematen);
- 8) de aanwezigheid van een diepe groeve voor de aanhechting van de interarticulaire-pees op het articulatievlak van de vingerkootjes.

Deze aanpassingen worden als volgt geïnterpreteerd:

ad 1) het verkrijgen van een grotere stabiliteit bij de voortbeweging door verlaging van het zwaartepunt (ALCOVER, 1976);

ad 2) het verkleinen van de kans op breuken (ALCOVER *et al.*, 1981);

ad 3) het verkrijgen van krachtiger bewegingen (ALCOVER *et al.*, 1981);

ad 4) het verlies van de springmogelijkheden (LEINDERS, 1979);

ad 5) het verkrijgen van een grotere stabiliteit van de tarsalia (MOYÀ-SOLÀ, 1979);

ad 6) het verkrijgen van een grotere stabiliteit van de tarsalia, maar het verlies van de mogelijkheid om zig-zag

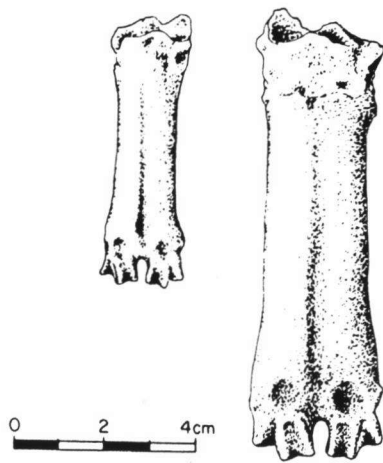


Fig. 3: Vergroeiing van de tarsalia (naar Sondaar, 1977).
 Fig. 3: Fusion of the tarsal bones (after Sondaar, 1977).

bewegingen te maken (LEINDERS & SONDAAR, 1974); ad 7) hiervoor is nog geen verklaring (SPOOR, 1988); ad 8) absolute onbeweeglijkheid van de vertikaalstaande vingers (kan de eerste stap zijn tot een totale vergroeiing van alle vingerkootjes; KÖHLER, 1993).

Er moet hier opgemerkt worden dat alle morfologische veranderingen niet tegelijkertijd plaatsvonden of met dezelfde snelheid (ALCOVER *et al.*, 1981). De robuustheid van de ledematen werd geleidelijk verkregen gedurende de evolutie van *Myotragus antiquus* naar *Myotragus balearicus*. Daarentegen werd de verkorting van de metapoden al zeer vroeg verkregen en is dan ook al te vinden in *Myotragus antiquus*. Recente studies van pootafdrukken van *Myotragus* (FORNÓS & PONS-MOYA, 1982; QUINTANA, 1993) wijzen ook op een 'low-gear locomotion'. Dit kan weer afgeleid worden uit functionele anatomische studies.

Wat betreft de verandering van kauwmechanisme zijn de volgende kenmerken opmerkelijk:

1) een toename van de hypsodontie in kiezen en snijtanden. Het hoogtepunt van dit proces, wat de snijtanden betreft, was het openen van de wortel van de i1, wat leidde tot het verkrijgen van doorgroeiende snijtanden. De i2 verdween daarna tamelijk snel, terwijl dat bij de i3 geleidelijk ging (fig. 4).

2) een reductie van het aantal premolaren (valse kiezen) en snijtanden. *Myotragus balearicus*, de laatste soort van het genus, had nog slechts één doorgroeiende snijtand, twee bovenkaakspremolaren, één onderkaakspremolaar en drie boven- en onder molaren (fig. 5).

Een duidelijke functionele verklaring hiervoor ontbreekt nog. Er is wel verondersteld dat de hypsodontie gerelateerd moet worden aan het kauwen van hard voedsel (SONDAAR, 1977). Door de afname van het aantal elementen wordt inderdaad de kracht van de kauwspieren op een

kleiner gedeelte van de kaak uitgeoefend (ALCOVER, 1976). Ondanks dat is er meer studie nodig om de betekenis van de veranderingen te verklaren.

Het is aardig om hier op te merken dat de evolutionaire veranderingen in het gebit van *Myotragus* de waarneming van SPAAN *et al.* (1994) ondersteunt. Zij toonden aan dat bij de evolutie van eilandnijlpaarden en gewone paarden de verschillende structuren zich ontwikkelden volgens verschillende evolutionaire patronen. Uit hun werk vloeit voort dat de tegenstelling tussen de geleidelijke evolutie en sprongsgewijze evolutie een kunstmatige is. Binnen dezelfde evolutionaire lijn kunnen verschillende structuurtypen zich volgens verschillende patronen ontwikkelen. Analyseren we de evolutie binnen de lijn van *Myotragus balearicus* dan zien we dat:

a) de evolutionaire veranderingen verschillend zijn voor ieder morfologisch kenmerk dat we bestudeerden. Zelfs bij de analyse van dezelfde structuren (voortbeweging of kauwmechanisme), schijnt het dat ieder kenmerk zich ontwikkelt met een andere snelheid.

b) er tenminste één kenmerk is, namelijk de serie snijtanden van *Myotragus*, waarbij de stap van *Myotragus batei* naar *Myotragus balearicus* een voorbeeld schijnt te zijn van 'sprongsgewijze evolutie'. (Binnen de lijn van *Myotragus antiquus* naar *Myotragus batei* vindt een

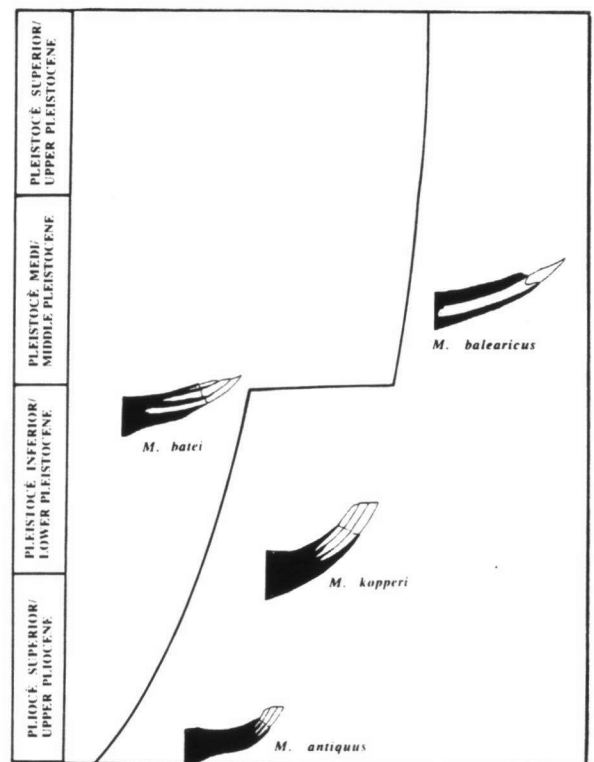


Fig. 4: Evolutionaire veranderingen in de snijtanden van *Myotragus*.
 Fig. 4: Evolutionary changes in the incisors of *Myotragus*.



Fig. 5: Schedel en onderkaak van *Myotragus balearicus*.

Fig. 5: Skull and mandible of *Myotragus balearicus*.



geleidelijke evolutie plaats). Het lijkt waarschijnlijk dat het openen van de wortel van de i1 een sleutelpositie inneemt in de ontwikkeling van de kauwmechaniek en kauwtechniek van *Myotragus*. Deze 'revolutionaire' aanpassing kan het plotselinge verdwijnen van de i2 verklaren. Evolutie is natuurlijk veel ingewikkelder dan zo'n vereenvoudiging als 'spronggewijze evolutie' doet geloven. Het is toch aardig dat ook zo'n conclusie getrokken kan worden uit de studies van *Myotragus* fossielen.

Biogeografisch belang van de fauna's van de Balearen

De 'fossil record' van de vertebraten en de slakken uit de karstgebieden van de Balearen, wijst erop dat deze eilanden gedurende het gehele Pliocen en Quartair niet verbonden waren met het vasteland; een situatie die we ook zien bij het cirno-sard massief (Corsica en Sardinië). Er kwamen totaal geen nieuwe immigranten van niet-vliegende vertebraten tijdens die periode op de Balearen. Gedurende het Pleistoceen zijn er slechts een paar allochtonen die Mallorca en Menorca koloniseerden; dit is waarschijnlijk het geval met de slak *Mastus pupa* (CUERDA, 1974). Gedurende het Biharien (800.000 jaar geleden) werden Corsica en Sardinië gekoloniseerd door een fauna die van het vasteland kwam. De faunakenmerken duiden er echter op dat ze het cirno-sard massief alleen maar overzee hebben kunnen bereiken (SONDAAR *et al.*, 1984; SONDAAR, 1987).

Het evolutionaire patroon, zoals dat gevonden is voor *Myotragus*, doet veronderstellen dat gedurende het vroege Pliocen (waarschijnlijk Vroeg en Midden Pliocen) Mallorca uit verschillende eilanden bestond, waar zich verschillende lijnen van *Myotragus* soorten ontwikkelden. Er was een lijn, waarschijnlijk op een klein eiland, die liep van *Myotragus* sp. A, via *Myotragus* sp. B (PONS-MOYA, 1990) naar *Myotragus peponellae*; er was een andere lijn,

waarschijnlijk op een groter eiland, die liep van *Myotragus antiquus* naar *Myotragus balearicus*. Deze laatste lijn stamde waarschijnlijk niet van de eerste af. Het model dat dan afgeleid kan worden, wijst op een lijn eindigend met *Myotragus balearicus*, die zich lokaal ontwikkelde op het grote eiland. Nadat de eilanden zich verenigden, zullen de vertegenwoordigers van *Myotragus balearicus* de oorspronkelijke vorm, die op het kleine eiland was ontstaan, waarschijnlijk verdrongen zal hebben.

Iets dergelijks vond ook plaats gedurende het laatste glaciaal (Weichselien). De beschikbare gegevens suggereren dat de vorm die op het hoofd-eiland ontstond (Mallorca, *Myotragus balearicus*) de vorm die lokaal op het kleine eiland ontstaan was (Menorca, de lijn van *Myotragus binigausensis*; zie MOYA-SOYA & PONS-MOYA, 1990) verdrongen heeft.

Verder kunnen we uit de verkregen 'fossil record' andere interessante biogeografische gegevens afleiden. We weten nu dat gedurende het Messinien beide eilandengroepen, de Gymnesen en Pityusen gekoloniseerd werden door dezelfde fauna, die ook tegelijkertijd het cirno-sard massief koloniseerde. Maar ook deze drie groepen van eilanden hebben hun bijzondere verschillen, die geïnterpreteerd moeten worden als regionale variaties van de fauna die hen koloniseerde. De belangrijkste verschillen zijn: het verschil in aantal soorten op elke eilanden-groep, de verschillen in soorten in dezelfde of verwante genera, vicariante soorten enz.. Terwijl gedurende het Biharien een fauna-omslag waargenomen kan worden op het cirno-sard massief, wordt voor de Pityusen een ongeïdentificeerde catastrofe verondersteld. Een dergelijke catastrofe zou het uitsterven van een groot deel van de Vroeg-Pleistocene fauna hebben veroorzaakt (FLORIT *et al.*, 1989; ALCOVER *et al.*, 1994).

De studie van de fossielen, die uit de karstafzettingen van de Balearen komen, is relevant voor de discussie omtrent

de theorie van MACARTHUR & WILSON (1967) betreffende het 'eiland evenwicht'. Dit wordt over het algemeen beschouwd als een belangrijke theorie voor de ecologische biogeografie en is onderwerp geweest van heftige kritiek van verschillende auteurs (o.a. STEADMAN, 1986).

Eén van de aannames van deze theorie is dat er op een eiland door de tijd heen een evenwicht bereikt wordt in aantal soorten tengevolge van fauna-omslagen. Nieuwe immigranten zouden eerdere kolonisten verdringen die dan uitsterven. Een gevolg hiervan is dat de samenstelling van een eilandfauna voortdurend veranderd, maar dat het aantal soorten constant blijft. De 'fossil record' van de zoogdieren, reptielen, amfibieën en slakken van de Pliocene en Pleistocene afzettingen van de Balearen ondersteunt deze theorie echter niet. Sommige soorten stierven uit (tenminste twee soorten knaagdieren, één grote schildpad en 17 slakken van Ibiza tengevolge van een catastrofe, en één amfibie op de Plio-Pleistocene grens van Mallorca en Menorca) zonder dat er een fauna-omslag plaatsvond. Een slak, *Mastus pupa*, koloniseerde Mallorca, Menorca en Cabrera tegen het eind van het Midden Pleistoceen of het begin van het Laat Pleistoceen, zonder dat er een verlies optrad onder de daar al levende slakken.

De enige fauna-omslag die waar te nemen is, betreft de vervanging van de avifauna van het Vroeg Pleistoceen van Ibiza door de fauna die komt na de catastrofe die hiervoor genoemd is.

De interpretatie van de biogeografische geschiedenis van de vogels is veel complexer. Nu weten we dat de vertebratenfauna van het Laat Pleistoceen van de Pityusen slechts bestaat uit verschillende vleermuissoorten, één soort hagedis en vele soorten vogels. De beschikbare gegevens van de laatste 30.000 jaar zijn tamelijk compleet (hoewel er nog steeds een deel van de fossiele vogelfauna gedetermineerd moet worden). Vanaf die 30.000 jaar tot de komst van de mens, is het aantal vogelsoorten op Ibiza min of meer constant gebleven. Er is geen duidelijke aanwijzing van een fauna-omslag gedurende deze periode. Niettemin is er meer studie nodig wat betreft dit punt.

Het paleo-ecologisch belang

De studie van het materiaal uit de karstafzettingen van de Balearen is ook van belang voor de paleo-ecologie. De fauna samenstelling gedurende het Pleistoceen is heel anders dan die van de gelijktijdig voorkomende fauna's van het vasteland. Eilandfauna's vertonen een tamelijk gering aantal soorten (in vergelijking met die van het vasteland), zijn ongebalanceerd en vertegenwoordigen endemische taxa. Het belang dat die fauna-typen hadden op de eilanden, was zeker anders dan die op het vasteland. De eiland-ecologie moet dan ook zeer bijzonder zijn geweest.

Zoogdieren, reptielen en amfibieën waren maar in een zeer gering aantal aanwezig, in het bijzonder op de Pityusen, die waarschijnlijk nooit gekoloniseerd zijn door amfibieën en waar gedurende het Laat Pleistoceen de

landzoogdieren afwezig waren. Op Mallorca en Menorca waren slechts drie zoogdiersoorten, één reptielensoort en één amfibiesoort (twee gedurende het Pliocene en het Vroeg Pleistoceen). Daarentegen was de avifauna in het verleden zeer rijk vertegenwoordigd en het is zonder twi- fel duidelijk dat de Gymnesen, en vooral de Pityusen, meer vogels hebben gehad dan tegenwoordig het geval is (zowel in het aantal individuen als waarschijnlijk ook in het aantal broedende soorten).

Een zeer duidelijke ecologische factor is de afwezigheid van roof-zoogdieren. Evenals op andere eilanden (SON- DAAR, 1977; ALCOVER & McMINN, 1994) moet dit één van de sleutelfactoren zijn geweest voor de evolutionaire processen die de eiland-taxa ondergingen.

De verschillende faunasamenstellingen van de Gymnesen en de Pityusen hebben ook enkele ecologische implicaties. Op de Gymnesen werd de rol van de super-predator vervuld door de steenarend (*Aquila chrysaetos*). Deze soort, die nu verdwenen is van de Gymnesen, moet daar in het verleden in grote aantallen aanwezig zijn geweest (ze zijn gevonden in twee grotafzettingen van Mallorca: Cova de Llenaire, Cova Nova) terwijl ze afwezig was op de Pityusen (ze zijn nog nergens gevonden, hoewel er meer dan 100.000 vogelbotjes opgegraven zijn). Op de Pityusen werd de rol van superpredator vervuld door de zee-arend (*Haliaeetus albicilla*), die ook voorkomt op andere oceanische eilanden waar landzoogdieren ontbreken (ALCOVER & McMINN, 1994).

De 'fossil record' van de Pleistocene karstafzettingen van de Gymnesen en Pityusen toont ook dat de herbivoren op beide archipels duidelijk verschillen. Dit had waarschijnlijk een verschillende druk op de vegetatie tengevolge. Op Mallorca en Menorca was *Myotragus* een vraatzuchtige grazer en, tengevolge van zijn sterke en hooggespecialiseerd gebit, moet het als een sleutelfactor beschouwd worden om de ecologie van eiland-ecosysteem te begrijpen (JUNIPER, 1984). Gedurende het Laat Pleistoceen waren op Ibiza en Formentera geen grazers. Hier werd de druk op de vegetatie waarschijnlijk veroorzaakt door hoofdzakelijk kleine ganzen, die zeer talrijk waren op de Pityusen gezien de 'fossil record' (en uitzonderlijk schaars op de Gymnesen).

Vele aspecten van de paleo-ecologie van de eilanden zijn nog niet bestudeerd. De palynologische 'record' van de Balearen is zeer schaars. De klimaatsveranderingen in het Pleistoceen, zoals we die van het vaste land kennen, moeten ook hun invloed gehad hebben op de eilanden, maar tastten waarschijnlijk niet de faunasamenstelling aan. Daar er geen bewijs is voor de verandering van de zoogdieren, reptielen en amfibieën fauna's en fossiele planten schaars zijn, is er weinig bekend omtrent de paleo-klimatologie van deze eilanden. Slechts een beperkt aantal vogels zijn bruikbaar als indicator voor het klimaat. De aanwezigheid van een groot aantal zeevogels gedurende het Pleistoceen op de Pityusen en het ontbreken van land-vertebraten worden verklaard door het bestaan van een

sterke zeestroom tussen deze eilanden en het Iberisch Schiereiland (FLORIT *et al.*, 1989). De fossielen van de grotten van Ibiza tonen aan dat deze zeestroom al heel lang aanwezig is, tenminste vanaf het Vroeg Pleistoceen (ALCOVER, 1989), en misschien nog wel eerder. Deze zeestroom is gerelateerd aan het zeestromensysteem van de westelijk Middellandse Zee.

Concluderend mogen we stellen dat het bestuderen van het Pliocene en Pleistocene paleontologische vertebraten materiaal van de Balearen mogelijk is dankzij het bestaan van grotafzettingen. De studie is van belang voor de kennis van de fauna's van het verleden, de eiland-evolutio-

naire processen, die aanleiding waren voor de verschillende endemische taxa en ook voor de paleo-ecologische en biogeografische geschiedenis van deze eilanden. Bovendien, door de successie van 5,5 miljoen jaar van de gezamenlijke karstafzettingen in de grotten van de Balearen, is de studie van de daarin voorkomende fauna's relevant voor de discussie over biogeografische en evolutionaire modellen in vele andere delen van de wereld.

Literatuur:

- ALCOVER, J.A., 1976. L'evolució de *Myotragus* Bate 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*), un procés biològic illgat 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 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.L. (Ed.), "The Natural History of the Biospeleology". *Mon. Mus. Nac. Cien.* 7, 199-221.
- ALCOVER, J.A. & McMINN, M., 1994. Vertebrate Predators on Islands. *BioScience* 44, 12-18.
- ALCOVER, J.A. & ALTABÀ, C.R., 1995. Terres isolades: les illes. in: FOLCH, R. (Ed.), "Biosfera" 9, 338-368.
- ALCOVER, J.A., McMINN, M & ALTABÀ, C.R., 1994. Eivissa: a Pleistocene Oceanic-like Island in the Mediterranean. *Nat. Geogr. Res. and Expl.* 10, 236-238
- ALCOVER, J.A., MOYÀ-SOLÀ, S. & PONS-MOYÀ, J., 1981. Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats fòssils del Plio-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, 1-231.
- 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.*, 1-304.
- DIAMIANS, J., ENCINAS, J.A., M.A., PONS, G.X. & TRIAS, M., inedit. 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 (Santanyi, 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, 1-103, Princeton.
- MOYÀ-SOLÀ, S., 1979. Morfologia funcional del tarso en el género *Myotragus* Bate, 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*). *Acta Geol. Hisp.* 3, 13, 87-91.
- MOY-SOLÀ, S. & PONS-MOYÀ, J., 1990. Una nueva especie del género *Myotragus* Bate, 1909 (*Mammalia*, *Bovidae*) en la isla de Menorca, *Myotragus binigaussensis* 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 *Hinomys* del yacimiento cuaternario de Ses Penyes des Perico (Ciatadella 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. & 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., 1994. Paleoecology and evolutionary patterns in horses and island mammals. *Historical Biology* 8, 1-13.
- 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 isola. 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 Contr. to Zool. 413, 1-103.
- SUTCLIFE, A.J., 1976. Cave Paleontology. in: FORD, T.D. and CULLINGFORD, C.H.D. (Eds), "The Science of Speleology", 495-520.

Adressen van de auteurs:

Josep Antoni Alcover, Miguel McMinn en Bartomeu Seguí
Institut d'Estudis Avançats de les Illes Balears (CSIC-UIB).
Ctra de Valldemossa km 7,5.
07071, Palma de Mallorca.

Paul Y. Sondaar
Natuurmuseum Rotterdam,
P.O. Box 23452,
NL-3001 KL Rotterdam,

John de Vos
Nationaal Natuurhistorisch Museum
Postbus 9517
NL-2300 RA Leiden