

# CANVIS SOBTATS, TRANSICIONS GRADUALS: PATRONS EVOLUTIUS DINS L'EVOLUCIÓ DELS MAMÍFERS

Jordi Agustí

## Introducció

El 1972 els paleontòlegs nord-americans Eldredge i Gould publicaren *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, on es proposava un nou model o patró evolutiu, alternatiu al clàssicament admès per la síntesi neodarwinista. Segons aquest model, el canvi a nivell macroevolutiu no es produeix per transicions graduals, lentament moldejades per la selecció natural, sinó que més aviat es correspondria amb una alternança de salts abruptes i períodes d'estabilitat durant els quals les espècies romanen més o menys inalterades. Posteriorment, els mateixos Gould i Eldredge i altres autors han contribuït a precisar més detalladament les línies fonamentals d'aquest model.

Curiosament, ja des de l'enunciació, el patró d'equilibris puntuats fou objecte d'una intensa polèmica: en general era criticat pels genètics i els biòlegs moleculars i recolzat per un cert nombre de paleontòlegs. Aquesta fou una reacció sorprenent, ja que les línies bàsiques del model havien sigut ja enunciadades per alguns protagonistes de la síntesi neodarwinista dels anys 40 (per exemple, Mayr o, més precisament, Simpson qui, en l'obra, *Tempo and mode of evolution* parla d'«evolució quàntica»). Tal vegada la clau de la polèmica es centra en el fet que, en general, ambdues parts sempre han tingut cura de remarcar els aspectes no-darwinians del model, silenciats o minusvalorant la plena congruència amb la teoria de la síntesi. En realitat aquesta congruència no ha estat mai negada. Encara més, el model evolutiu neodarwinista comporta, precisament, un patró evolutiu en equilibris puntuats (vegeu, per exemple, NEWMAN et al., 1985). De fet el puntualisme constitueix una alternativa a alguns aspectes de la síntesi més aviat heretats del

darwinisme primitiu i que feien referència al caràcter necessàriament gradual de qualsevol canvi i al paper omnímode atorgat a la selecció natural dins el procés evolutiu. Totes dues posicions eren encara necessàries durant els anys 30, quan va prendre cos la «síntesi moderna». En aquell moment el darwinisme mantenia encara una certa posició de debilitat (així, no era infreqüent, sobretot a Europa, trobar teories alternatives de vegades amb caràcter lamarkista). En aquell context, l'evidència de transicions graduals en el registre fòssil no solament servia per recolzar el paper modelant de l'ambient a través de la selecció natural, sinó que constituïa una autèntica prova de l'evolució biològica (en un moment, recordem-ho, que aquest tipus de proves encara eren necessàries).

En el moment actual, no gensmenys, el gradualisme filètic, així com altres premisses bàsiques del neodarwinisme primitiu, poden ser qüestionats sense, per això, posar en perill el model bàsic creat per la «síntesi» o la mateixa teoria de l'evolució.

## Transicions graduals

En la Paleontologia europea, tanmateix, l'interès mostrat pel tema ha sigut, en general, escàs. Pel que fa a la Paleontologia de Mamífers, les rares intervencions en aquest sentit procedeixen, en la major part dels casos, dels estudis sobre micromamífers fòssils, un dels grups més ben coneguts i que assoleixen un grau de resolució més alt. En aquest escrit procedirem a revisar l'exemple de tres famílies de rosegadors, theridòmids, eòmids, i arvicòlids, per a les quals s'ha proposat un model gradual d'evolució.

Els theridomorfs (o, més concretament, els theridòmids), constitueixen un grup totalment fòssil de

rosegadors que va viure a Europa entre 25 i 50 milions d'anys (a l'època anomenada Paleogen). En aquell moment, a la primera part del Terciari, el nostre subcontinent es trobava pràcticament aïllat i formava una mena d'illa enorme. En aquest context, formes molt primitives de rosegadors, amb un disseny dental que recorda els esquirols actuals, van evolucionar cap a d'altres molt més especialitzades, constituïnt, així, el grup dels theridomorfs.

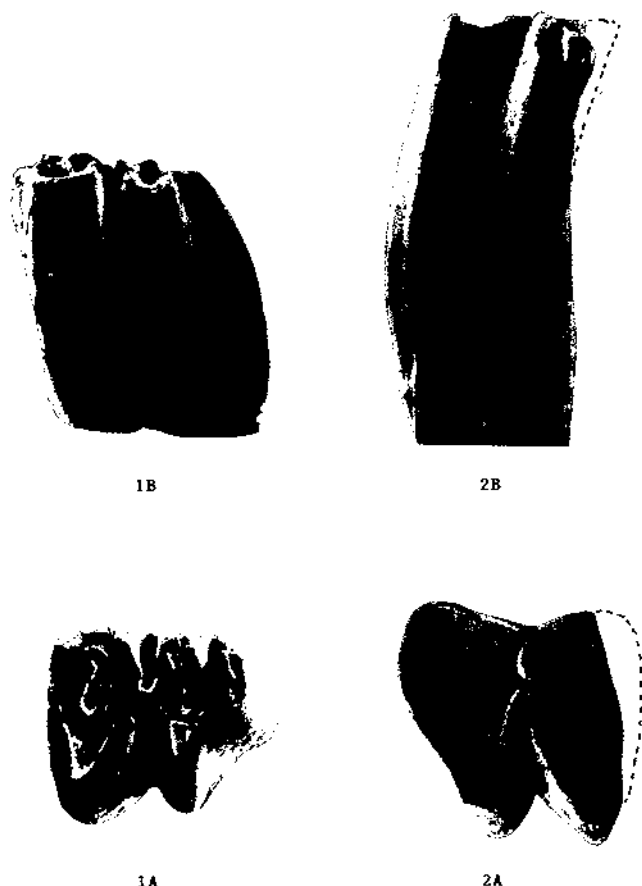


Figura 1. Molars inferiors en vista oclusal (A) i lateral (B) d'*Issiodoromys pauffiensis* (1), i *Issiodoromys pseudanaema* (2), dos theridòmids hipsodonts de la conca de l'Ebre. Es poden observar les principals modificacions operades en aquesta línia de rosegadors, com són l'augment progressiu de l'alçada de la corona (hipsodontia): la simplificació del disseny dentari.

En aquestes condicions d'aïllament, els theridomorfs es van diversificar en nombrosos gèneres i espècies. Com hem dit, les formes més primitives mostren una dentició relativament semblant a la dels esquirols actuals: molars de corona baixa (braquidonts) compostos per una sèrie de cúspides aïllades o connectades per crestes febles (bunodonts). Progressivament, en diferents gèneres, la corona tendeix a fer-se més alta (hipsodontia), mentre les crestes tendeixen a fer-se cada cop més prominents, arribant a englobar les cúspides (lofodontia). Progressivament, doncs, s'arriba a una estructura molt simplificada, on les cúspides han estat substituïdes

per una sèrie de làmines i la superfície oclusiva de la dent és ja plana. Un procés de transformació gradual d'aquest tipus ha sigut explícitament descrit en el cas dels gèneres *Elfomys* i *Issiodoromys*, així com en el cas del gènere *Oltinomys* i *Theridomys* (VIANEY-LIAUD, 1979). Sembla que al llarg de l'Oligocè (segona part del Paleogen) el clima a Europa es va fer progressivament més àrid, per la qual cosa els canvis descrits poden interpretar-se com una resposta a la mateixa evolució de l'ambient (aquesta darrera dada sembla confirmar-se per la presència en els theridòmids més evolucionats d'adaptacions observades en rosegadors actuals de clima desèrtic o subdesèrtic, com és el gran desenvolupament de les *bullae* timpàniques).

Un altre grup totalment fòssil de rosegadors, els eòmids, proporciona exemples de transicions graduals dins una mateixa línia evolutiva. Els eòmids es van originar a Nord-amèrica a començaments del Terciari i durant l'Oligocè van entrar a Euràsia. Durant bona part de l'esmentada era constitueixen un component habitual de les faunes europees, i desapareixen pràcticament durant el Pliocè (una única espècie persistirà a Europa fins al límit amb el Quaternari). En molts segments (especialment, al límit Oligocè/Miocè), l'evolució dels eòmids segueix unes pautes similars a les dels theridòmids: d'un disseny inicialment bunodont i braquidont es passa a un altre de lofodont i hipsodont (sense arribar, però, als nivells assolits pels darrers). En particular, un cas concret del Miocè inferior, el dels gèneres *Pseudotheridomys* i *Ligerimys*, ha estat proposat per FAHLBUSCH (1983) com a exemple de transició gradual entre dos gèneres. En tots dos casos es tracta de formes lofodontes i moderadament hipsodontes. La diferència més sobresortint entre els dos gèneres radica en la presència d'una cresta supernumerària en els molars de *Pseudotheridomys*, que es perd a *Ligerimys*. Fahlbusch ha mostrat que a diferents jaciments del Miocè inferior alemany les poblacions de *Pseudotheridomys* presenten percentatges progressivament elevats de dents amb només quatre crestes, fins que, finalment, aquests morfotips esdevenen la totalitat de la mostra (característica del gènere *Ligerimys*). Malgrat aquestes dades, l'anàlisi recent d'ALVAREZ-SIERRA (1987) de l'evolució del gènere *Pseudotheridomys* a la Península Ibèrica revela que el panorama descrit no és tan senzill com proposa Fahlbusch. Contràriament, aquesta autora ha mostrat que dins l'evolució d'aquest grup predominen els processos d'especiació ràpida, processos que són detectats en el registre fòssil com a aparicions brusques de línies evolutives aïllades. El model proposat per Fahlbusch per a les poblacions d'Alemanya sembla més aviat un artefacte derivat de l'origen càrstic de molts dels jaciments, on els processos de barreja de materials d'edats diferents no són infreqüents.

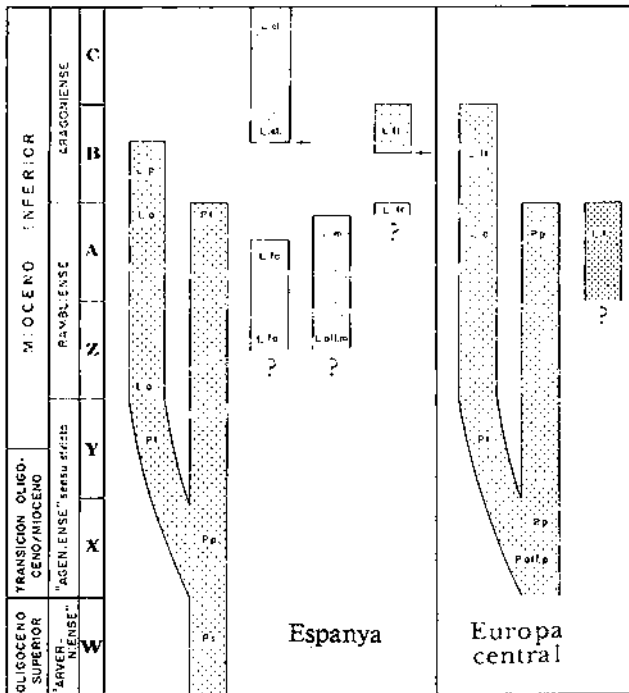
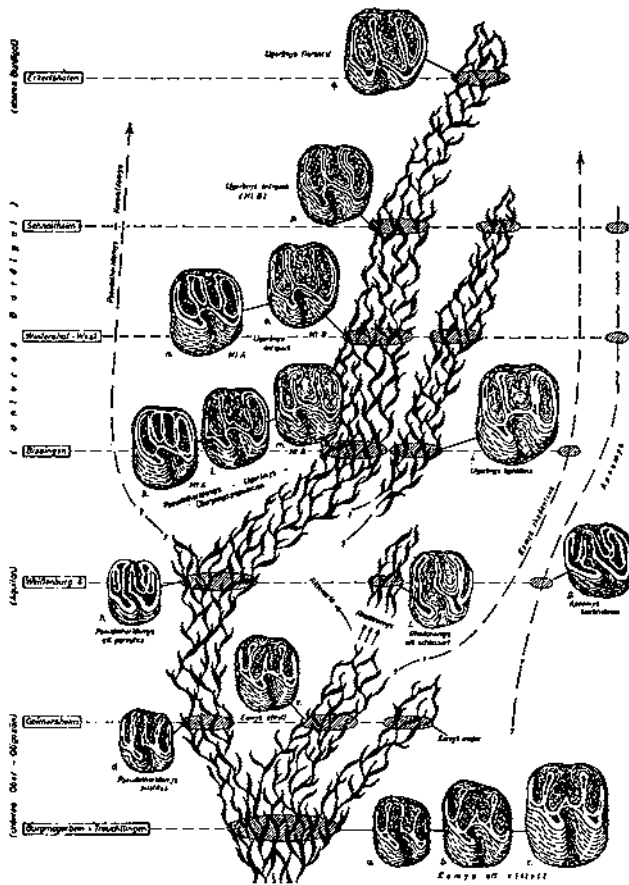


Figura 2. Diferent interpretació de l'evolució dels gèneres *Pseudotheridomys* i *Ligerimys*, segons FAHLBUSCH (1970) —a dalt— i ALVAREZ-SIERRA (1987) —a baix—. En el primer cas hi ha una transició sense solució de continuïtat entre els dos gèneres. En el segon cas, diferents espècies de *Ligerimys* apareixen sobtadament al Miocè inferior, coexistint amb *Pseudotheridomys*.

Nogensmenys, nosaltres mateixos hem pogut constatar l'existència en els sediments oligocènics de la conca de l'Ebre d'un cas d'evolució gradual entre dos gèneres d'eòmids. Així, dins l'esmentada conca els nivells més baixos de l'Oligocè superior es caracteritzen per la presència d'*Eomys*, una forma primitiva d'eòmida amb molars de corona baixa i cùspides destacades. Anteriorment, a França, havien estat descrits els gèneres *Rhodanomys* i *Ritteneria*, el primer amb un disseny similar a *Eomys* però ja sense cùspides destacades (englobades dins les crestes) i amb una superfície d'abradió plana. *Ritteneria*, per contra, mostra un dibuix dental molt més simplificat, on el nombre de crestes ha quedat reduït a dues de transverses. Doncs bé, a l'Oligocè superior i al Miocè inferior de la conca de l'Ebre és possible observar que el disseny inicial d'*Eomys* es va transformant a través de formes intermèdies en *Rhodanomys* per donar, finalment, la morfologia de *Ritteneria*. Dins aquest llinatge és possible observar tots els intermedis morfològics, sense que sigui possible establir en cap moment una ruptura marcada.

Finalment, un tercer exemple d'evolució gradual dins els micromamífers, és l'assenyalat per CHALINE (1974) per als arvicòlids primitius del gènere fòssil *Mimomys*. Per molts aspectes, els arvicòlids (família a la qual pertanyen els actuals talpons i rates d'aigua) constitueixen una família extraordinària de rosegadors. De distribució holàrtica, llur origen, a diferència d'altres, és relativament recent (el primer representant conegut és *Microtodon*, que va viure fa uns 6 milions d'anys a Àsia central). Representada tímidament al Pliocè inferior d'Europa, els primers freds del Pliocè superior i els posteriors del Plistocè permeten a aquesta família expandir-se extraordinàriament fins arribar a ser les formes dominants de rosegadors a tots els biotops (encara avui, aquest grup continua expandint-se).

Els arvicòlids es caracteritzen pels molars de tipus prismàtic, és a dir, amb una corona molt alta (hipsoldontia) i una superfície d'abradió plana formada per una sèrie d'angles entrants i sortints. Les espècies més primitives conserven les arrels, que es perden ja (o, millor dit, no arriben a sortir) en les formes més evolucionades (per exemple, *Microtus*). Els treballs de Chaline en aquest aspecte s'han centrat principalment en l'estudi d'una línia particular d'arvicòlids amb arrels, el grup *Mimomys occitanus-M. savini* que, per transformacions progressives, donaria lloc a *Arvicola*, l'actual rata d'aigua. Les característiques finals d'aquest gènere s'haurien adquirit gradualment a través de les següents transformacions:

- Augment general de mides.
- Augment progressiu de l'hipsoldontia.
- Simplificació de la morfologia dentària (els caràcters primitius queden relegats a les primeres fases de desgast).
- Desaparició de les arrels.

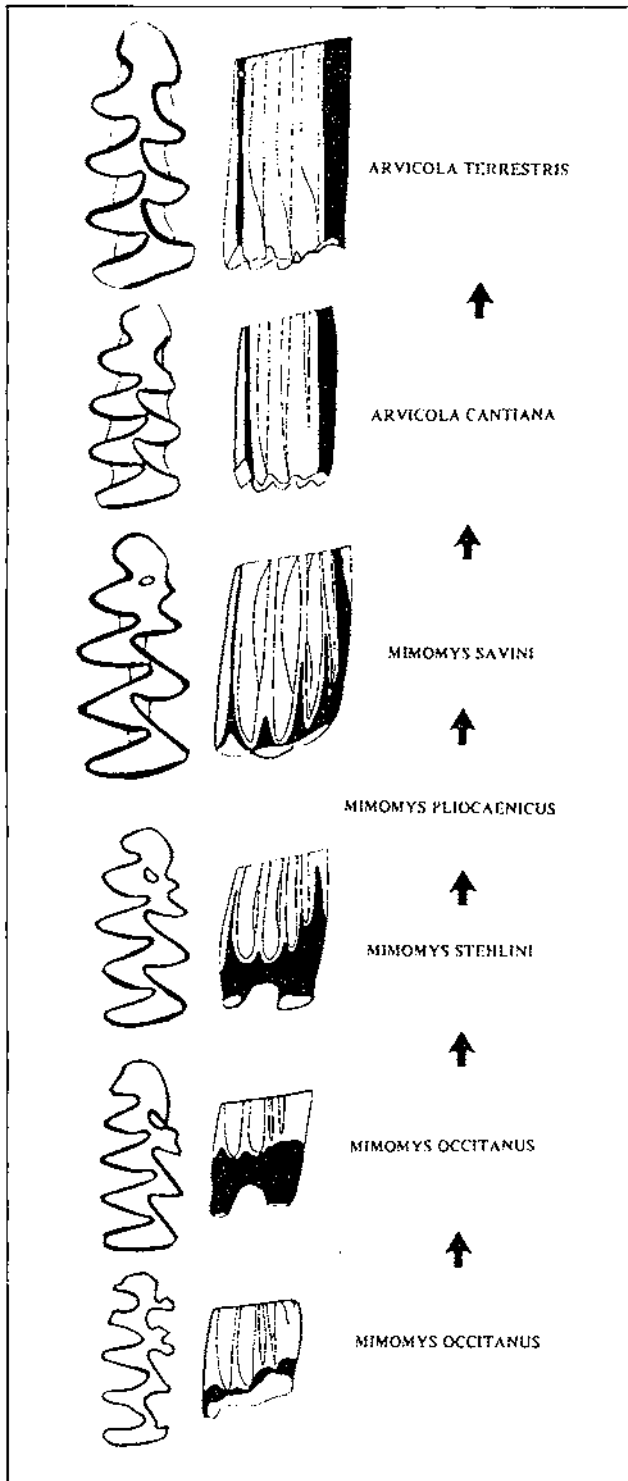


Figura 3. Gradualisme filètic a la línia *Mimomys occitanus*-*Arvicola terrestris* segons CHALINE (1974). En aquest cas, hi hauria una tendència gradual cap a un augment de talla, un increment de l'hipsodontia (dreta) i una progressiva simplificació del disseny dentari (esquerra).

Alguns d'aquests processos (en particular, els dos últims) poden ser explicats per la introducció d'heterocronies durant el desenvolupament ontogenètic. De totes maneres, Chaline ha hagut de modificar el model inicial, en fer-se evident que englobava, en

realitat, un procés cladogenètic amb dos segments evolutius diferents (vegeu, per exemple, CHALINE i LAURIN, 1986). Així, d'una banda tindriem la línia *Mimomys occitanus*-*M. stehlini*-*M. polonicus*-*M. pliocaenicus*-*M. ostromosensis* i, de l'altra, tindriem la línia que porta a *M. savini*-*Arvicola cantiana*-*A. terrestris*. La primera d'aquestes podria contenir fins i tot més d'una línia.

Nogensmenys, malgrat les reserves apuntades, l'estudi de l'evolució dels theridòmids, eòmid o arvicòlids proporciona una evidència molt ferma sobre l'existència de processos graduals dins l'evolució dels rosegadors. Al mateix temps, però, l'anàlisi dels tres casos esmentats mostra que aquesta evolució gradual només afecta determinats caràcters dentaris. En resum, els casos coneguts d'evolució gradual dins els rosegadors fòssils afecten els següents processos:

- Increment o disminució de la talla.
- Augment de l'hipsodontia.
- Simplificació de la morfologia dentària.

En realitat, els tres processos semblen associats ja que, molt freqüentment un increment general de mides va lligat a un augment de l'hipsodontia, la qual cosa implica normalment una simplificació del disseny dentari. En cap dels casos analitzats, però, un procés gradual ha sigut responsable de l'aparició d'una nova estructura. D'aquest tema ens ocuparem en el següent apartat.

### Canvis sobtats

El registre fòssil dels mamífers mostra un gran nombre d'aparicions sobtades de nous gèneres o espècies. Aquest fet s'atribueix normalment a les deficiències del mateix registre i, freqüentment, els nous taxons són considerats com a immigrants originats en una àrea llunyana. En el cas dels rosegadors, però, on el registre és molt més complet, aquest recurs ha d'ésser utilitzat amb cautela. Així, l'aparició sobtada d'una nova família és un fenomen reiteradament observat pels especialistes en aquest ordre de Mamífers. De fet, els primers representants apareixen de sobte a finals del Paleocè (primera part del Paleogen) amb una morfologia ja perfectament formada de tipus rosegador. El mateix pot dir-se, per exemple, de les tres famílies més representatives del Terciari d'Europa, com els Cricètids (família que inclou els actuals hàmmsters), els Múrids (rates i ratolins) i els Arvicòlids (talpons i rates d'aigüa). Totes tres tenen un origen obscur i sobtat (*Simimys* en el cas dels Cricètids, *Antemus* en el cas dels Múrids, *Microtodon* en el cas dels Arvicòlids), al qual segueix una ràpida expansió i diversificació del grup. Novament, els arvicòlids reclamen la nostra atenció perquè són un cas significatiu.

Els arvicòlids més primitius (*Microtodon*, *Baranomys*, *Promimomys*) difícilment es poden separar dels seus avantpassats directes, els cricètids, si no és



Figura 4. Visió oclusal (A) i lateral (B) del primer molar inferior de *Mimomys stehlini* del jaciment pliocènic de Moreda (Granada), on es poden identificar els caràcters més sobressortits de les dents dels arvicòlids: estructura prismàtica, alt grau d'hipsodontia i superfície d'abradió plana (fotografia realitzada al Servei de Microscopia electrònica de la Universitat de Barcelona; aprox. x 21).

per una innovació fonamental, és a dir, l'adquisició d'una superfície d'abradió dentària plana que se superposa al disseny lofodont preexistent. Aquesta innovació, per si mateixa, no va entranyar un canvi estructural important, perquè només afecta la direccionalitat dels moviments de masticació. Així, en la major part dels cricètids, un disseny dentari bunodont o lofodont, però amb una superfície oclusiva irregular, s'associa amb un procés masticatori que, com a molt, accentua els moviments de tipus labiolingual (és a dir, transversals). En canvi quan s'introdueix un nou vector antero-posterior (o mesio-distal), com passa en els arvicòlids i altres grups, el resultat previsible sobre la dentició és l'establiment d'una superfície d'abradió plana. Aquesta innovació no ha sigut exclusiva dels arvicòlids. Anteriorment, en altres grups de cricètids ja s'havien produït assaigs d'aquest tipus. És el cas, per exemple, del cricètid fòssil *Cricetulodon*, una forma del Miocè superior (fa uns 12 milions d'anys) que, en molts aspectes, recorda fortament els actuals hàmmsters. *Cricetulodon* presenta molars de tipus bunodont, amb una superfície oclusiva de relleus marcats (amb cúspides i valls). En nivells més recents, però, aquest gènere és substituït per *Rotundomys*, una forma lofodonta amb la superfície d'abradió plana. És evident que *Rotundomys* procedeix de *Cricetulodon* mitjançant l'adopció d'un model de desgast que implicava un component antero-posterior. Aquest canvi, tanmateix, no va produir-se d'una forma gradual. Així, a les poblacions més recents de *Cricetulodon* és possible constatar ja l'existència d'alguns molars amb una superfície d'abradió plana. Doncs bé, la morfologia en aquests darrers casos és perfectament comparable a la de *Rotundomys*. Donant un cop d'ull a d'altres col·leccions de cricètids miocènics bunodonts, he tingut l'ocasió de confirmar la presència més o menys freqüent d'alguns molars amb la superfície oclu-

siva plana (probablement deguda a qualsevol disfunció en el mecanisme de masticació). En aquests casos l'aspecte de la dent és completament diferent, digne de figurar en una nova categoria taxonòmica. Si aquest tipus d'oclusió dentària s'hagués generalitzat en una d'aquestes poblacions, qui sap si avui no tindríem una nova família de rosegadors, com va succeir amb els arvicòlids. En qualsevol cas, el canvi degué ésser sumament ràpid, donant lloc a un tipus diferent de rosegador.

### El cas de les faunes insulars

Altres exemples de canvi accelerat dins l'evolució dels mamífers, ens els proporcionen les formes insulars. Durant els darrers 5 milions d'anys, les illes de la Mediterrània han estat poblades per diferents espècies de rosegadors que van continuar llur evolució en condicions d'aïllament. El resultat, ja conegut des de fa temps (THALER, 1962; SONDAAR, 1977), és una tendència espectacular, en el cas dels micromamífers, a l'augment de talla, tendència que es conjuga amb altres modificacions de tipus morfològic o estructural (increment de l'hipsodontia, una robustesa més elevada, etc.). Aquest esquema, que sembla comú a múrids i glírids, ha pogut ésser analitzat amb detall en el cas concret d'aquests darrers. A diferència de les illes de la Mediterrània oriental, normalment poblades per múrids, les illes de la Mediterrània occidental van ser poblades exclusivament per glírids (les actuals rates dormidores i rates cellardes). Així, tenim el gènere *Eivissa* a Eivissa, el gènere *Hypnomys* a Mallorca, els gèneres *Leithia* i *Maltamys* a Malta i el gènere *Thyrenoglis* a Sardenya (tots ells molt probablement derivats de la rata cellarda *Eliomys*). A més, a Menorca hem enregistrat la presència d'una forma gegant de rata dormidora daurada (*Muscardinus cyclopaeus*). Amb excepcions, les poblacions terminals d'aquestes línies mostren un conjunt de caràcters comuns, com és ara una mida molt més gran, molars més hipsodonts amb crestes més grosses, etc. Nogensmenys, l'anàlisi de les formes menys modificades ens indica que aquest conjunt de caràcters no va evolucionar al mateix ritme evolutiu (AGUSTÍ, 1986). Així, en una primera fase després de l'aïllament, la morfologia dentària de la població no sembla patir grans modificacions. Per contra, d'una manera que degué ésser molt ràpida, la talla es duplica o es triplica. Posteriorment, la morfologia dentària es veurà sotmesa a un procés de modificació paulatí, congruent amb un model gradualista d'evolució i seguint pautes semblants a les dels rosegadors del continent.

L'evolució dels micromamífers en condicions d'insularitat, doncs, s'acobla perfectament a un model d'equilibris puntuats, encara que mostra molt clarament l'existència de ritmes evolutius diferents i,

fins i tot, oposats dins el mateix organisme, segons el caràcter considerat. Un exemple espectacular, el del càprid balear *Myotragus*, ens ajudarà a precisar la qüestió.

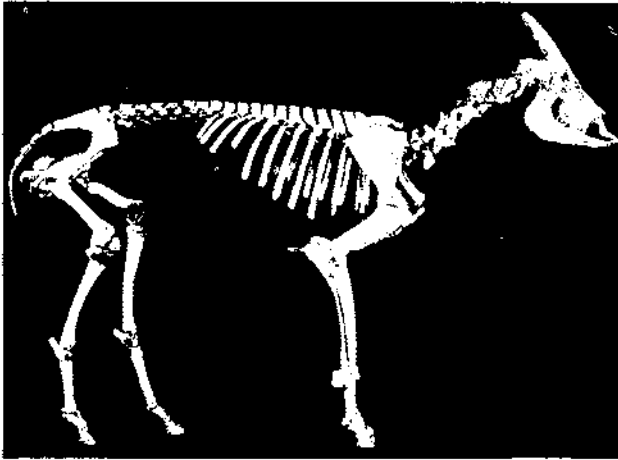


Figura 5. Esquelet de *Myotragus balearicus* del Plistocè superior de la cova de Es Bufador (Mallorca). Com a característiques més sobressortints, hom pot destacar l'escurçament de les cames (mitjançant l'escurçament de metatarsos i metacarps) i la notable reducció de la dentició, més semblant a la d'un rosegador que a la d'un antílop.

*Myotragus* correspon a un dels casos més ben coneguts d'evolució insular a la Mediterrània occidental. L'avantpassat d'aquest càprid endèmic (probablement, semblant a un antílop) va poblar l'àrea balear durant el Miocè superior, fa uns 7 milions d'anys, quan un descens en el nivell del mar provocà la pràctica desecació de la Mediterrània (que, com és sabut, és un mar deficitari). Una nova entrada d'aigües en aquesta conca des de l'Atlàntic fa uns 5 milions d'anys determinà l'actual configuració d'aquest mar i l'aïllament dels avantpassats de *Myotragus* a les zones més elevades de l'àrea balear (o sigui, a les illes de Mallorca, Menorca i, tal vegada, Eivissa). Durant prop de 5 milions d'anys, fins a l'arribada de l'home, *Myotragus* va evolucionar en total aïllament de les faunes continentals. Fruit d'aquesta evolució, fou un organisme veritablement singular, que fa honor a la seva peculiar denominació (és a dir, cabra-ratolí). En les darreres fases de l'evolució, *Myotragus* no superava la talla d'una cabra petita (recordem que els avantpassats de *Myotragus* tenien les mides d'un antílop). Una part de les cames, la corresponent a metatarsos i metacarps, es va escurçar extraordinàriament. En el crani, les òrbites, en lloc de situar-se lateralment (com passa en la majoria dels bòvids), es van desplaçar cap endavant, compartint el mateix pla frontal (com succeeix en totes les espècies amb visió en relleu, com ara els primats o els rapinyaires nocturns). Finalment, la dentició es va reduir considerablement a través del següent procés (MOYÀ i PONS, 1982):

— Mentre el primer i segon molar van quedar immo-dificats, els premolars van patir una progressiva reducció. Aquesta reducció es va complementar amb un notori allargament del tercer molar.

— En el cas dels incisius i canins, aquest procés comportà dues fases ben diferenciades. Així, en un primer moment (*M. peygonellae*-*M. kopperi*) desapareix el caní i els tres incisius es tornen molt més hipso-donts. En una segona fase, l'arrel del primer incisiu s'obre definitivament (és a dir, la dent passa a ser de creixement continuat, com en els rosegadors), mentre que els altres dos incisius van reduint-se progressivament fins a desaparèixer a *M. balearicus*.

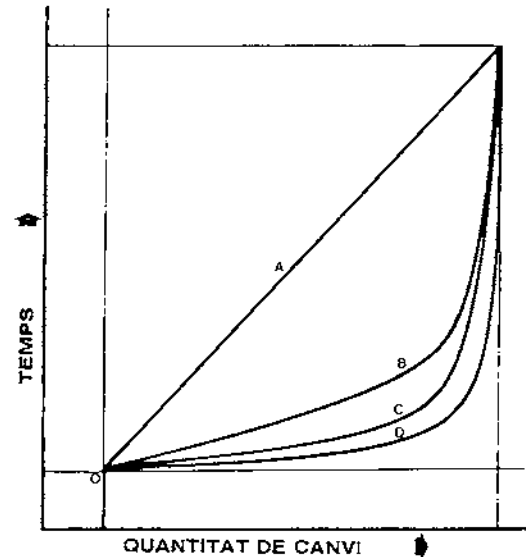


Figura 6. Gràfic on es resumeix l'evolució de les principals característiques de *Myotragus*: (segons MOYÀ-SOLÀ i PONS-MOYÀ, 1982).

- A: Complex masticatori.
  - B: Fusions tarsals.
  - C: Talla.
  - D: Eixamplament dels ossos llargs i escurçament dels metatarsos i metacarps (esquelet postcranial).
- Cal destacar el diferent ritme evolutiu que s'observa a l'esquelet postcranial (caràcters B, C i D) i a la dentició (caràcter A).

El més interessant en el cas de *Myotragus*, però, és que ambdós grups de caràcters, els que afecten la dentició i els que afecten l'esquelet postcranial, segueixen pautes evolutives totalment diferents. Així, d'una banda, els representants més primitius de *Myotragus* mostren ja un esquelet apendicular completament modificat: mides reduïdes, ossos llargs massius, metacarps i metatarsos curts, etc. Curiosament, aquests caràcters mostren una marcada estabilitat durant la història evolutiva posterior d'aquest gènere. Altrament, la dentició, que a les formes més primitives no mostra grans diferències amb la d'un bòvid del continent, va reduint-se progressivament al llarg de 5 milions d'anys, fins arribar a *Myotragus balearicus*, on només persisteixen un parell d'incisius

de creixement continuat i on els premolars s'han reduït considerablement o han desaparagut.

En qualsevol cas, l'evolució del gènere *Myotragus* és un exponent clar de com en un mateix organisme alguns caràcters poden seguir un model puntuat d'evolució (talla, esquelet apendicular), mentre que d'altres (hipsodontia, reducció o simplificació dels elements dentaris) poden veure's constrets a una evolució de tipus gradual.

### El cas de l'evolució humana

Arribats en aquest punt, què direm del tema «vedette» de la Paleontologia de Vertebrats, el tema de l'evolució humana? La qüestió no és gratuïta ni constitueix una concessió a un dels aspectes més populars de la Paleontologia. Com en altres casos, també ací el problema dels patrons evolutius ha sigut plantejat per diversos autors. En particular, la imatge d'una evolució humana puntuada per una sèrie de fases estables (*Australopithecus africanus*, *A. robustus*, *A. boisei*, *Homo erectus*, *H. sapiens neanderthalensis*, *H. s. sapiens*) que se succeeixen d'una manera discontinua ha sigut sostinguda per GOULD i ELDREDGE (1977) i STANLEY (1981). Per contra, el caràcter gradual d'aquesta evolució ha sigut defensat per altres autors com TOBIAS (1971), CRONIN et al. (1981) o ALLEN (1982). En realitat, l'existència de canvis sobtats que puntegen cada un dels estadis de l'evolució humana és una realitat implícitament reconeguda des de fa temps i que pocs paleoantropòlegs posarien en dubte. El tema que es debat, més que l'existència de segments clarament discernibles dins l'evolució dels homínids (és a dir, el tema de les puntuacions), és l'existència real de processos de *stasis* dins de cada un d'aquests segments. En particular, aquest tema ha sigut àmpliament tractat en el cas d'*Homo erectus*, per al qual s'ha postulat una fase d'estabilitat de prop d'un milió d'anys.

En general, i atenent les diverses aproximacions que s'han fet al problema, hom constata que, tal com succeïa a *Myotragus*, hi ha dos patrons evolutius diferents segons que es tracti d'un determinat caràcter o d'un altre. Així, l'existència de l'esmentada fase de *stasi* sembla confirmar-se en el cas de la major part de caràcters lligats a l'esquelet postcranial (DAY, 1982; KENNEDY, 1983). En canvi, s'observa a *Homo erectus* una tendència gradual a l'augment de la capacitat craniana i a la reducció de l'arcada dentària que afecta tots els caràcters involucrats en aquests dos processos (WOLPOFF, 1984). Però, sens dubte, aquest serà un tema tractat amb més profunditat per altres col·laboradors del present número monogràfic. Aquí només remarcarem que, una vegada més, determinats caràcters estructurals semblen respondre a un model puntuat d'evolució mentre que d'altres, més generalment de caràcter quantitatiu, poden presentar modificacions graduals d'una certa magnitud al llarg del temps.

### ABSTRACT

#### *Punctuated changes, gradual transitions: Evolutionary patterns in the mammal evolution*

In this paper, a revision is done on the proposed cases of gradual evolution in the Mammalian faunas from Europe. Gradual modes of evolution have been proposed for three different lineages of rodents: the rodentids, eomyids and arvicolids. Not taking into account the phylogenetic problems involved, gradual evolution seems constraint to three main kinds of characteristics: variations in size, increasing hypsodonty and simplification of the dental pattern. On the other hand, the case of the insular mammals clearly fits in a punctuated model. Particularly interesting is the example of the balearic goat *Myotragus*, in which two sets of characters evolved in a different tempo. Therefore, while the evolution of the postcranial skeleton fits well in a punctuated pattern, the dentition displayed a gradual process of reduction. This mixed pattern of evolution seems also confirmed in the case of the human evolution.

### BIBLIOGRAFIA

AGUSTÍ, J. (1986); *Dental evolution in the endemic glirids of the Western Mediterranean islands*. dins RUSSELL, D. E., SANTORO, J. P. i SIGOGNEAU RUSSELL, D. (eds); *Teeth revisited*. «Mém. Mus. Hist. Nat. Paris», Ser. C, 53; pp. 227-232. Paris.

ALLEN, L. L. (1982); *Stasis vs. evolutionary change* dins *Homo erectus* (abstract). «Am. J. Phys. Anthropol.» 57, p. 166. Philadelphia.

ALVAREZ-SIERRA, M. A. (1987); *Estudio sistemático y bioestratigráfico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno superior y Mioceno inferior español*. «Scripta Geologica», 86, pp. 1-207. Leiden.

CHALINE, J. (1974); *Palingenèse et phylogenèse chez les Campangols (Arvicolidae, Rodentia)*. «Compt. Rend. Acad. sc. Paris», ser. D, 278, pp. 437-440. Paris.

CHALINE, J. and LAURIN, B. (1986); *Phyletic gradualism in a European Plio-Pleistocene *Mymomys* lineage (Arvicolidae, Rodentia)*. «Paleobiology», 12 (2), pp. 203-216. Chicago.

CRONIN, J. E., BOAZ, N. T., STRINGER, C. B., i RAK, Y. (1981); *Tempo and mode in hominid evolution*. «Nature», 292, pp. 113-122. London.

DAY, M. H. (1982); *The *Homo erectus* pelvis: punctuation or gradualism?* dins *L'homo erectus et la place de l'homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*, vol. 1, pp. 411-421. Louis Jean Scientific and Literary pub. Paris.

ELDREDGE, N. and GOULD, S. J. (1972); *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*. dins SCHOPFT, T. M. (ed); *Models in Paleobiology*, Freeman Cooper, pp. 82-115.

FAHLBUSCH, V. (1970); *Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studien an oligozänen und miozänen Eomyidae Europas*. «Bay. Akad. Wissensch., Mat.-Naturw. k., Abh. N. F.», 145, pp. 1-136. München.

FAULHUSCH, V. (1983); *Mikroevolution-Makroevolution-Punktualismus. Ein discussionbeitrag am Beispiel miozäner Eomyiden (Mammalia, Rodentia)*. «Paläont. Z.», 57, 3/4, pp. 213-230. München.

GOULD, S. J. and ELDREDGE, N. (1977); *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*. «Paleobiology», 3, pp. 115-151. Chicago.

KENNEDY, G. E. (1983); *A morphometric and taxonomic assesment of a homininae femur from the Lower Member, Koobi Fora, Lake Turkana*. «Am. J. Phys. Anthropol.», 61, pp. 429-436. Philadelphia.

MOYÀ-SOLÀ, S. i PONS-MOYÀ, J. (1982); *Myotragus peponellae n. sp., un primitivo representante del género Myotragus BATE (Bovidae, Mammalia) en la isla de Mallorca (Balears)*. «Acta Geol. Hisp.», 17 (1-2), pp. 75-86. Barcelona.

NEWMAN, C. M., COHEN, J. E. and KIPNIS, C. (1985); *Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria*. «Nature» 315, pp. 400-401. London.

SONDAAR, P. Y. (1977); *Insularity and its effects in the Mammal evolution*. dins HETCH, M. K., GOODY, P. C., i HETCH, B. M.; *Major patterns in Vertebrate evolution*. Plenum Press Pub. Corp., pp. 671-707. Belgium.

STANLEY, S. M. (1981); *The new Evolutionary Timetable*. Basic, New York.

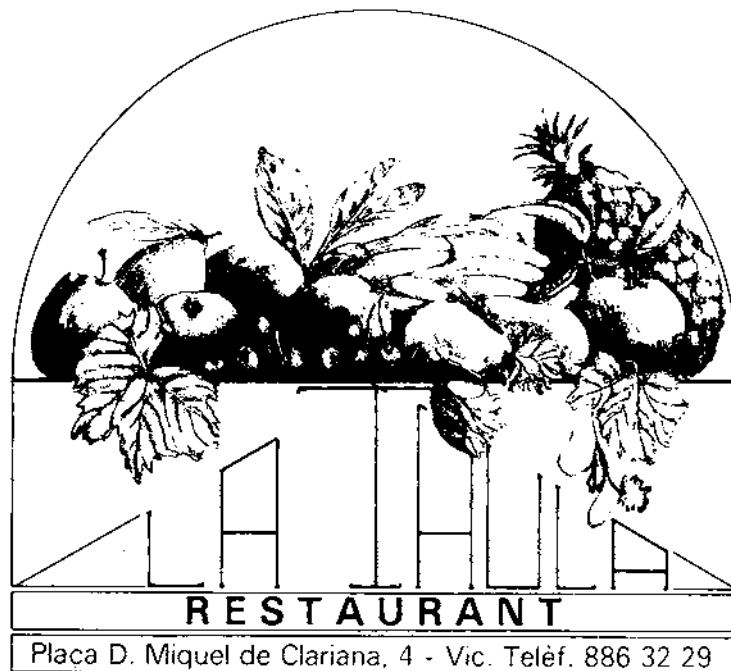
THALER, L. (1972); *Nanisme et gigantisme insulaire*. «La Recherche», 37, pp. 741-750. París.

TOBIAS, P. V. (1971); *The brain in Hominid evolution*. Columbia Univ. Press. New York.

VIANEY-LIAUD, M. (1979); *Evolution des rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale*. «Palaeontographica», Abr. A. Band, 166, pp. 136-236. Stuttgart.

WOLPOOFF, M. H. (1984); *Evolution in Homo erectus: the question of stasis*. «Paleobiology», 10 (4), pp. 389-406. Chicago.

Jordi AGUSTÍ és actualment director de l'Institut de Paleontologia «M. Crusafont» de la Diputació de Barcelona. Ha publicat més d'un centenar de treballs en revistes estatals i estrangeres sobre la seva especialitat, és a dir, la successió de faunes de Mamífers al Terciari d'Europa, amb particular atenció al tema de l'evolució dels rosegadors fòssils i als aspectes paleoecològics implicats. Altres aportacions seves s'orienten cap a l'estudi de les faunes insulars i a la paleobiogeografia del Mediterrani. En l'actualitat imparteix diversos cursos de doctorat i postgrau a la Universitat Autònoma de Barcelona i dirigeix el projecte «Bioeventos en el límite Mio-Plioceno del Levante español» (CICYT, PB 86-0582).



Al casc antic de la ciutat de Vic, a 15 m del Temple Romà