

L'EVOLUCIÓ DE *MYOTRAGUS* BATE 1909 (*ARTIODACTYLA*, *RUPICAPRINI*), UN PROCÉS BIOLÒGIC LLIGAT AL FENOMEN DE LA INSULARITAT*

The evolution of *Myotragus* Bate 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*), a biological process linked to the insularity phenomenon

Josep-Antoni Alcover i Tomàs Departament de Zoologia
(Vertebrats)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

[Rebut: desembre 1976]

- * Treball presentat a les sessions conjuntes de la Societat Catalana de Biologia, Institutió Catalana d'Història Natural i Societat d'Història Natural de Balears, Ciutat de Mallorca, 19, 20 i 21 de març de 1976. Contribució al Congrés de Cultura Catalana. Aquest treball ha obtingut el Premi per a estudiants de la Societat Catalana de Biologia l'any 1976.

* * *

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The present study is an attempt to relate the evolutionary process of *Myotragus* Bate 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*) to the insularity phenomenon, and tries to demonstrate that the morphological characteristics of this species are a consequence of its isolated condition.

After a brief introduction, in which we find outlined the relations between the insularity phenomenon and the evolutionary process in the case of mammals, a few lines are devoted to a historical introduction to the body of knowledge which has been built up over the years about this species. In this way we can distinguish three periods: during the first of these, descriptions

of the materials at hand were set up, and the first opinions formed about the morphological characteristics peculiar to *Myotragus*. During the second period virtually nothing was done (years 1920-1964). Finally, in the third period, the present one, a great deal of new information has been accumulated about the animal in question, and it is on this that the present study is based.

In order to fully understand the evolution of *Myotragus* it is necessary, at the outset, to ascertain two facts; the philogenetic relations of the species, and the epoch in which its ancestors came to the islands. In my opinion neither of the two problems are satisfactorily dealt with in the existing literature.

In this study we situate *Myotragus* in the natural group of the *Rupicaprini* tribe. Of all the species which are included in this group, *Myotragus* has strongest links with *Gallogoral*, a Rupicaprin from the Villafranchian epoch, on the European continent. These two species exhibit morphological characteristics in common which are not to be found in any other member of the tribe (as, for example, the convex nature of the temporal fosse, and the peculiar characteristics of the brain). Furthermore, although there exist notable differences between these two *Rupicaprini*, we must note that the most important of these can be explained by the fact the evolution of *Myotragus* was subject to the insularity phenomenon, while that of *Gallogoral* was not.

The second preliminary problem, the arrival of its ancestors in the islands, is still far from having been satisfactorily dealt with. However it is certain that they did not come during the Pontian age, as all authors have supposed up till now, for we know that at that time the *Rupicaprini* tribu had not yet emerged. Following certain considerations which have been made, I think that this arrival took place probably during the Mindel glatiation. If this is so, we must conclude that the evolutionary process which led to the appearance of the balearic goral was a very rapid one.

Once we have analysed these factors, i.e. the philogeny and the chronological situation of its arrival in the islands, we go on to study the evolutionary process which led to the appearance of the genus *Myotragus*. To this end we have made a comparative analysis of each of the most important differences between parallels, in the majority of cases, with the differences which exist between other insular mammals and their continental relations.

Fistly, let us examine the size of the animal. We find that in the case of *Myotragus* there took place a diminishing in size, similar to that which led to the appearance of the dwarf elephants, dwarf deer, of dwarf hippopotami, native to other mediterranean islands during the Quaternary period. I think that this «dwarfing» process is due to insularity, as a result of the absence of predators which this entails, which in turn allows the size of the animal to be optimised in relation to its thermal equilibrium, and to the limited supply of food which insularity also entails.

We go on to study the reduction in size of the metapodial bones, which can be considered as a morphological acquisition which helped the animal to walk on rocky terrain, and which came about by virtue of the above mentioned lack of predators. In the same way we can explain the relative thickening of the long bones in the limbs, and the fusion of the distal tarsals with the metatarsal *os canon*. All of these characteristics can be considered as adaptations to a manner of walking which LEINDERS and SONDAAR²⁸ have called «low gear locomotion».

For similar reasons we can interpret the almost frontal position of the ocular orbits as the acquisition of depth-vision, very useful for walking in mountainous regions, while the bilateral field of vision was lost, as it had become less important in the absence of predators.

The relative reduction in size of the horns can also be related to the absence of predators.

This study ends with analysis of the masticatory characteristics. The presence of continuously-growing incisors is interpreted as an acquisition which could be of an adaptative nature, in arid conditions (as a result of rather low temperatures —ANDREWS⁴— or rather high temperatures —FREUDENBERG²²—) in an animal of relatively small size, and we should therefore consider this as a secondary consequence of insularity (due to the «dwarfing» process). Other characteristics of the masticatory apparatus are interpreted directly as adaptations to a diet of hard, abrasive plants. Finally we must point out the great impact that the acquisition of this type of dentition had on the

surrounding vegetation, an impact which has been used as an argument to explain the large number of endemic plants in the balearic mountains (DELVOSALLE and DUVIGNEAUD²⁹).

We close this summary by indicating the conclusions at which we have arrived in the present paper:

1. *Myotragus* Bate 1909 is a *Rupicaprini* included in the goral group, closely related to *Gallogoral* Guerin 1965, Rupicaprine from the Villafranchin epoch in the south of France, and from the north of Italy.

2. The arrival of *Myotragus*' ancestors in the Gymnesic Islands took place, without any doubt, before the Pontian epoch, and possibly about the time of the Mindel glaciation.

3. The evolutionary process which led to the emergence of *Myotragus* involved a «dwarfing» process, adaptation to a walking style which gave reduced speed but greater strength—a «low gear locomotion»— (reduction in size of the metapodial bones, relative thickening of the long bones of the limbs, fusion of the distal tarsals with the metatarsal *os canon*), the acquisition of an almost frontal field of vision and the relative diminution of the horns. The acquisition of continuously-growing incisors is undoubtedly related to the size of the animal, while the other characteristics of the masticatory apparatus are more directly due to the arid nature of the vegetation.

4. All of these characteristics seem, basically, to be a result of the lack of predators, which can be interpreted as a consequence of the insularity process (which implies a high level of extinction and a small range of habitats, MAC ARTHUR and WILSON³⁰), although other ecological factors also had their effect.

5. We must emphasize the need for ecological and evolutionary studies of the insular habitats, insofar as they offer conditions of study which are advantageous for the scientific method (including the chance to observe repetitive phenomena, interpret them, construct models to explain them and critically evaluate the resulting predictions), and since they also produce certain characteristics which differentiate them sharply from continental habitats.

INTRODUCCIÓ

El fenomen de la insularitat, entenent per això el conjunt de característiques ecològiques que implica el fet insular, ha provocat una sèrie de processos evolutius en els mamífers que fins al temps present no es coneixen sinó molt aïlladament. El descobriment d'aquests processos es va realitzant per mor que es tracta de fets científics, és a dir, repetitius (al temps i a l'espai) i comprovables experimentalment. La seva coneixença pot ésser de gran utilitat, ja que per una banda permet preveure com evolucionaran alguns animals segons siguin els seus condicionaments ambientals o ecològics en general, i, per una altra banda, la troballa d'animals fòssils que presenten les característiques morfològiques que a la llum dels models proposats es poden atribuir al fet insular, ens pot dur al coneixement de l'existència de zones aïllades en altres temps geològics, és a dir d'antigues zones insulars.

Hem de destacar que la immensa majoria d'exemples que actualment es coneixen sobre relacions entre la morfologia dels mamífers i el fenomen de la insularitat tenen com a àmbit geogràfic les zones temperades o càlides. Això es pot deure al fet que les zones més fredes sofriren més cruament l'efecte de les glaciacions, i com a conseqüència tots o quasi tots els mamífers s'extingiren. O bé pot ésser que a les zones més temperades i càlides els coeficients de selecció que s'apliquen sobre les diferents característiques morfològiques de les espècies puguin ésser més efectius, i per conseqüència el procés evolutiu es pot realitzar més aviat.

Ens estranya bastant l'absència d'exemples a les zones fredes. Creiem que la seva recerca i el seu estudi científic permetrien l'extracció (o potser tan sols la confirmació) d'interessants conseqüències sobre la influència dels factors ambientals, essencialment dels climàtics, sobre les estructures dels mamífers.

A les línies següents volem analitzar la influència que va tenir el fet insular a l'evolució d'un Artiodàctil *Rupicaprini*, el *Myotragus* Bate 1909. Crec que tant per la seva espectacularitat (va arribar a posseir una morfologia gairebé impensable) com per la seva proximitat es tracta d'un dels animals que millor ens pot ajudar a comprendre aquest tipus de processos evolutius.

INTRODUCCIÓ HISTÒRICA

El gènere *Myotragus*, que comprèn dues espècies, *M. balearicus* Bate 1909 i *M. batei* Crusafont i Angel 1966, va ésser descrit per la paleontòlega anglesa, senyoreta D. BATE⁹. El descobriment de les primeres restes havia tingut lloc el mateix any de la publicació de la descripció i es va realitzar gràcies a la indicació feta pel capellà R. ASCHINGTON a l'esmentada autora anglesa, sobre l'existència d'unes bretxes ossíferes a la costa del Llevant de Mallorca. De llavors ençà les publicacions que s'han realitzat sobre aquest animal han estat moltes (més de cinquanta), enc que fins fa ben poc també han estat molt poques les que han aportat interpretacions noves i interessants.

Per mostrar de manera una mica esquemàtica la història dels coneixements que posseïm sobre aquest gènere crec que perfectament podem distingir tres èpoques (enc que també es podrien fer, sense cap dubte, d'altres divisions al respecte) que per anomenar-les de qualque manera en podem dir època dels antics estudis, època fosca i època recent o dels nous estudis.

La primera d'aquestes èpoques (1909-1920) correspon bàsicament als treballs de BATE⁹, i als de Charles ANDREWS^{4,5}, un zoòleg també anglès que va estudiar els materials recollits per la senyoreta BATE, va descriure els ossos coneguts fins llavors i situà l'espècie creada per BATE (l'espècie tipus d'aquest gènere, *M. balearicus*) als Rupicaprins. Juntament amb *Neotragocerus*, el gènere de les Gimnèsies va ésser un dels primers *Rupicaprini* fòssils descrits. Al principal treball d'ANDREWS⁴ a més es realitzaven interessants comparacions entre *Myotragus* i quasi tots els *Rupicaprini* vivents (*Rupicapra*, *Nemorhaedus*, *Budorcas* i *Oreamnos*), i al mateix temps s'assenyalava qualque semblança amb un altre *Ruicaprini* fòssil, l'«Antilope» *melonii*.

A aquesta època situam també una referència feta per FREUDENBERG²² a la seva monumental obra sobre els mamífers pleistocènics europeus i la tancam amb un treball de DEHAUT¹⁸, el descobridor de l'esmentat «Antilope» *melonii* de l'illa de Sardenya, el qual relaciona el seu descobriment amb el gènere fòssil de les Gimnèsies en una contribució que es publicà a un llibre sobre vertebrats insulars de la zona mediterrània occidental que incomprendiblement ha passat desapercbut a tots els autors que han escrit sobre *Myotragus*.

De l'any 1920 cap endavant transcorre una època en què no s'avança gairebé gens en el coneixement de l'animal que tractam. Aquesta època, l'època fosca l'hem anomenada, es tanca pràcticament l'any 1965. Nogensmenys hem d'assenyalar que la fundació l'any 1951 a la Ciutat de Mallorca de la Societat d'Història Natural de Balears suposà la gestació dels coneixements que s'adquiririen a la nova època.

L'any 1965 es realitza al poble de Deià el Simposi sobre el *Myotragus*, al qual assisteixen alguns destacats paleontòlegs europeus. El motiu més proper de la realització d'aquest simposi va ésser la trobada del jaciment de la Cova de Muleta (Son Muleta, Sóller), potser el millor dipòsit de *Myotragus* que coneixem ara com ara de cent mil anys ençà. Aquest descobriment dóna origen a la creació del «Deya Archaeological Museum» dirigit pel senyor W. WALDREN, descobridor de l'esmentat jaciment.

ment, que l'explota i estudia gràcies a la ajuda econòmica rebuda principalment de fundacions nord-americanes.

L'any 1966 CRUSAFONT i ANGEL descriuen la segona espècie coneguda de *Myotragus*, *M. batei*, les restes de la qual ha s'havien trobat l'any 1962 pel segon dels autors que en feren la descripció. Es tracta d'una espècie més antiga i notablement diferent de l'espècie tipus, de la qual no es coneixen més que una calvària amb una de les seves mandíbules trobada a l'Avenc de Gènova (ANGEL⁶) i potser també un fèmur trobat a uns al·luvions de Sencelles (MUNTANER³³).

De l'any 1966 ençà sembla que els científics mallorquins i catalans quasi se n'obliden, de *Myotragus*. Crec que el motiu d'això consisteix en el fet que es trobaven amb una quantitat de material sensiblement més petita que la que disposa el senyor WALDREN al Museu de Deià. El descobriment de nous jaciments emperò segueix cap endavant, enc que ara ja no són fets pels paleontòlegs de la Societat d'Història Natural de Balears, sinó pels membres dels diferents grups espeleològics de l'illa de Mallorca (principalment del Grup Est i del Speleo Club Mallorca, de Ciutat de Mallorca, i del Grup Nord, de Pollença). No obstant això, les publicacions realitzades a partir d'aquest any són escasses i en general de poca qualitat. Manquen mitjans econòmics i una col·laboració més grossa entre tots els interessats del país.

Durant aquesta tercera època, i a partir de l'any 1968, alguns biòlegs i paleontòlegs estrangers emeten diverses concepcions noves sobre la vida de *Myotragus* o bé que es poden relacionar amb ell (KURTEN²⁷; DELVOSALLE i DUVIGNEAUD²⁰, MERRILEES³¹; THALER³⁸; LEINDERS i SONDAAR²⁸). En general cap d'aquestes noves aportacions és coneguda al nostre país, perquè s'han publicat a revistes de difícil obtenció ací.

Ens donariem per satisfets si amb aquest treball poguéssim omplir una mica el buit de coneixements que existeix al moment actual a les Illes i a la resta de països catalans sobre el *Myotragus* per mor de les raons mencionades als dos paràgrafs anteriors.

RELACIONS FILOGENÈTIQUES DE *MYOTRAGUS*

Per a fer-nos idea de l'evolució de *Myotragus* es fa necessari tenir en compte dos fets: les relacions filogenètiques d'aquest gènere i l'època que el seu antecessor va entrar a les Illes i se va aïllar dels seus parents. Les opinions que hi ha damunt d'aquests dos fets són molt diverses i s'exclouen mútuament. Nosaltres en aquest treball volem presentar unes noves hipòtesis per a cadascuna d'ambdues qüestions. Les alternatives que ací plantejam potser siguin una mica polèmiques, emperò són les que nosaltres creiem que més s'ajusten a la realitat. Els dos temes seran tractats separatament. En primer lloc analitzarem l'entronc filogenètic del gènere *Myotragus*.

El *Myotragus* és un Artiodàctil fòssil que cal situar a la tribu *Rupicaprini*, dintre la subfamília *Caprinae* dels *Bovidae*. Aquesta tribu fou creada per SIMPSON³⁶ a la

seva monumental obra taxonòmica i a dins s'hi inclouen almanco tretze gèneres. Uns altres tres, ara *incertae sedis*, potser que també s'hi hagin d'incloure.

És força segur que els *Rupicapri* constitueixen una tribu una mica heterogènia, dins la qual es poden trobar com a mínim tres grups ben definits, encara que per establir-los prescindirem del gènere *Pachygazella* per la seva llunyania cronològica (Pliocè Inferior de la Xina). Aquests grups són els següents:

1. Grup dels isards.

Inclou tan sols *Rupicapra* i *Procamtoceras*.

2. Grup dels gorals.

És el grup més pròsper, el que inclou més quantitat de gèneres i d'espècies (tant vivents com fòssils) i el que presenta les formes més evolucionades. També és el grup que ens interessa més, per mor que és a ell on es pot incloure *Myotragus*. Comprèn els següents gèneres: *Nemorhaedus*, *Capricornis*, *Oreamnos*, *Gallogoral*, *Neotragocerus* i *Myotragus*. Segurament s'hauran d'incloure també en aquest grup les formes *incertae sedis* de la tribu.

3. Grup del takin,

Inclou només *Budorcas*.

Dels altres gèneres de la tribu no se'n poden assenyalar les afinitats filogenètiques, ja que els estudis realitzats fins al present són realment escassos i no permeten l'extracció de cap conclusió.

Es tracta, doncs, de cercar les afinitats filogenètiques de *Myotragus* en relació amb altres membres del grup dels gorals, cosa que s'ha intentat moltes vegades fins ara (ANDREWS⁴; DEHAUT¹⁸; DESACHEAUX¹⁹; CRUSAFONT¹⁴; VIRET⁴¹) i que encara no s'han arribat a establir de forma satisfactòria.

ANDREWS⁴ fou el primer que assenyala, encertadament, que les relacions de *Myotragus* s'haurien de cercar entre els Rupicaprins. De manera purament qualitativa aproximà *Myotragus*, per l'estructura dels seus metàpods (*os canon*), a *Budorcas* en primer lloc i a *Oreamnos* en segon. VIRET⁴¹ diu que als metàpods de *Myotragus* no es troba mai l'estreyniment proximal que tenen els de *Budorcas*, indicant amb això que ambdós gèneres no són tan semblants ni tan pròxims com ho suposava ANDREWS. Aquest darrer autor (ANDREWS⁴) assenyala a més que el fèmur de *Myotragus* és molt semblant també al de *Budorcas*, indicant per altra banda que totes les semblances per ell observades podrien deure's a convergències evolutives, ja que aquests tres gèneres —*Myotragus*, *Budorcas* i *Oreamnos*— viuen (segons ANDREWS) a biòtops força semblants.

Algunes vegades s'ha comparat *Myotragus* amb unes restes cranials trobades per DEHAUT¹⁷ al Pleistocè de l'illa de Sardenya, l'anomenat «*Antilope*» *melonii*, a l'actualitat —i a partir d'un altre treball del mateix descobridor (DEHAUT¹⁸)— normalment atribuïts amb dubte al gènere *Nemorhaedus*, enc que alguns autors (per exemple, GUERIN²⁵) s'estimen més conservar aquesta poc precisa, emperò també poc comprometedora nomenclatura original, per mor de la falta d'estudis moderns sobre els

materials de Sardenya. A les línies que segueixen també nosaltres hem optat per aquesta darrera opinió.

Per a un cert sector de científics (DEHAUT¹⁸; ARAMBOURG⁸) les restes trobades a Sardenya pertanyen a una forma o bé molt pròxima o bé igual a *Myotragus* de les Gimnèsies, en tant que per a uns altres (DESACHEAUX¹⁹; CRUSAFONT¹⁴), són formes completament diferents. Aquests darrers autors basen la seva opinió sobre estudis de paleoneurologia comparada dels motllos endocranians d'ambdós animals. Dissortadament des dels estudis de DEHAUT^{17, 18} no se n'han trobat —d'acord amb la informació que posseïm— més restes a l'illa de Sardenya. I aquest darrer autor tan sols pogué extraure dos motllos endocranians: l'un que es conserva al British Museum i l'altre al Museum de la Sorbonne. Per altra banda cal assenyalar que a l'estudi de DESACHEAUX¹⁹ es diu que l'autora només ha pogut veure fotografies dels motllos endocranians de *Myotragus* i d'«*Antilope*» *melonii*, sense que n'hagi vist cap material directament.

A la seva comunicació al Simposi de Deià, CRUSAFONT¹⁴ assenyala que va pensar que *Myotragus* podria estar relacionat amb «*Antilope*» *haupti*, espècie trobada als lignits miocènics de la Toscana. Nogensmenys ja indica que estudiant més detingudament els materials arribà a la conclusió que tota semblança era deguda a convergència heterocrònica.

La meua opinió és que l'estudi que més llum ens subministra sobre els possibles parentius de *Myotragus* és el treball de GUERIN²⁵, malgrat que en aquest *Myotragus* és anomenat molt poques vegades en els deu capítols que comprèn aquesta monografia.

GUERIN²⁵ creà el gènere *Gallogoral* incloent-hi tots els materials trobats als dipòsits villafranquiens de l'Europa Continental que abans del seu treball s'inclouien al gènere *Nemorhaedus*. Al seu treball l'autor ens demostra que malgrat que no es pot negar el parentiu entre el gènere creat i *Nemorhaedus* i *Capricornis*, les diferències que separen *Gallogoral* dels altres Rupicaprini coneguts són encara més grosses que les que separen altres gèneres vivents de la mateixa tribu.

De la mateixa forma assenyala que els gèneres *Deperetia*, *Megalovis* i *Hesperidoceras*, per desgràcia mal coneguts, els hem d'aproximar també a *Gallogoral*.

Així, doncs, al Villafranchià Mitjà i Superior de l'Europa Continental ens trobam amb una sèrie de gèneres molt pròxims, dels quals *Megalovis* era de mida realment molt grossa (molt semblant a la de l'actual *Budorcas*), *Deperetia* era de talla gran, i una mica més petits eren *Hesperidoceras* i *Gallogoral* (si bé que ambdós eren també de mida realment gran, pareguda a la de l'actual *Oreamnos*).

De tot d'una sembla que *Myotragus* es pot separar molt bé d'aquest grup, ja que és de mida molt més petita, comparable en tot cas a la de l'actual *Nemorhaedus*. Així segurament han raonat des de GUERIN²⁵ mateix fins als autors més recents que han opinat sobre la filogènia de *Myotragus*. Emperò, podem veure molt bé les relacions que té *Myotragus* amb els membres d'aquest grup, concretament amb *Gallogoral*: aquestes relacions es desprenen de l'existència d'algunes característiques qualitatives de força importància comunes a ambdós gèneres que s'observen llegint alguns paràgrafs del treball de GUERIN²⁵:

«Le profil du crâne de *Gallogoral* n'est pas très différent de celui de *Myotragus balearicus*, Rupicapriné très spécialisé du Pléistocène des îles Baléares» (GUERIN²⁵/p. 39). Observant el crani per la *norma lateralis* es veu que l'angle format pel pla dels frontals i dels parietals és obtús. A *Gallogoral* aquest angle és de 118° (mitjana de quatre exemplars; les mesures extremes són 115-119°). A un crani de *M. balearicus* trobat a l'Avenc d'en Joan (Pollença), d'època probablement wurmiana i que es conserva a la col·lecció del Speleo Club Mallorca, el valor d'aquest angle és de 119°. El valor d'aquest mateix angle a altres *Rupicaprini* del grup dels gorals és, segons dades subministrades per GUERIN²⁵: 130° a *Oreamnos*; 125,4° a *Nemorhaedus* i 147° a *Capricornis*. A *Myotragus*, de la mateixa forma que a *Gallogoral*, el perfil dels parietals és pla (en *norma lateralis*), mentre que a *Nemorhaedus* i encara més a *Capricornis* aquest perfil és molt bombat.

L'orifici suborbitari se situa a l'esmentat crani de *Myotragus* de l'Avenc d'en Joan just per davant del P⁴. Igualment s'observa a *Gallogoral*. Als exemplars estudiats per ANDREWS⁴ aquest orifici se situa entre el P⁴ i el M¹. I a tots els altres *Rupicaprini* aquest orifici se situa normalment més cap endavant.

«L'absence de bombement des fosses temporales (a *Gallogoral*) est un caractère extrêmement particulier qui ne se rencontre chez aucun autre Rupicapriné actuel. Ce caractère est aussi exceptionnel par rapport aux autres antilopes villafranchiennes. Un seul Rupicapriné fossile, *Myotragus balearicus* du Pléistocène des îles Baléares, présente ce caractère» (GUERIN²⁵/p. 42).

«Elles (les estakes òssies de les banyes de *Gallogoral*) ont la même allure que celles de *Myotragus*, on bien plus grandes...» (GUERIN²⁵/p. 71). La llargària d'aquestes estakes varia als cranis coneguts de *Gallogoral* entre menys de 250 mm i 313 mm. A les poblacions holocèniques de *M. balearicus* varia entre 45,9 mm i 97,7 mm, segons dades que ens ha subministrat Neus FARNES, i a les poblacions d'èpoques més fredes són de mida una mica superior. Les banyes de *Gallogoral* i les de *Myotragus* no s'assemblen gens a les de *Hesperidoceras*, *Megalovis* i *Deperetia*.

L'estudi paleoneurològic del motllo endocranià de *Myotragus* (DESECHEAUX¹⁹) va permetre concloure que el cervell del *Rupicaprini* balear posseïa tres característiques que l'aïllaven dels restants cervells de *Rupicaprini* coneguts fins llavors: flexió del cerebel, absència de flexió telencefàlica i gran desenvolupament dels lòbuls frontals. Aquesta darrera característica potser era la més essencial del seu cervell, ja que és la que suposa major especialització. De les tres característiques anomenades és també aquesta darrera l'única que comparteix amb «*Antilope*» *melonii*.

Al seu treball GUERIN²⁵ realitza també l'estudi d'un motllo endocranià de *Gallogoral*, obtingut artificialment al muntatge d'un dels cranis. Com ens deixen entreveure els següents paràgrafs la semblança entre ambdós gèneres és considerable: «En face supérieure, les hémisphères cérébraux (de *Gallogoral*) sont assez peu élargis vers l'arrière, de sorte que le lobe frontal est pratiquement aussi large que le lobe pariétal. Ceci est assez exceptionnel chez les Bovidés modernes et ne se retrouve en tout cas chez aucun Rupicapriné actuel, bien que ce soit connu chez un Rupicapriné fossile, *Myotragus balearicus*» (GUERIN²⁵/p. 83-84). «L'encéphale de *G. meneghinii* paraît

très particulier, par la flexure télencéphalique très faible en *norma lateralis* et la largeur équivalente des lobes frontaux et temporaux en *norma verticalis*. Il paraît très proche, en plus grand, des photographies de moulage endocrânien de *Myotragus balearicus* publiée par C. DECHEASEAUX¹⁹... Le moulage endocrânien de *Gallogoral* présente aussi en vue laterale une flexure du cervelet qui rappelle celle de cervelet de *Myotragus* et qui n'existe pas chez *Nemorhaedus*: le vermis fait un angle droit avec la moëlle allongée» (GUERIN²⁵/p. 84). L'autor francès clou el seu estudi del motllo endocranià de *Gallogoral* assenyalant que: «Parmi tous les Rupicaprinés actuels et fossiles, c'est à *Myotragus balearicus* et à l'«Antilope» *melonii* de Sardaigne qu'il semble ressembler le plus (GUERIN²⁵/p. 86).

Així, doncs, ens trobam davant el fet que les tres característiques del cervell que pareixien pròpies només de *Myotragus* dintre tots els *Rupicaprini* apareixen a *Gallogoral* de forma increïblement semblant (enc que, és clar, en més gros).

Encara es poden assenyalar altres característiques comunes entre ambdós gèneres. Per exemple, els lacrimals són molt estrets tant a *Myotragus* com a *Gallogoral*, i a diferència del que s'observa a *Nemorhaedus* i *Capricornis*. A més, l'estructura morfològica de l'apòfisi basilar de l'occipital de *Myotragus* recorda molt a la de *Gallogoral* i difereix apreciablement de les de *Nemorhaedus* i *Capricornis*.

El *Rupicaprini* que poseix les mandíbules més paregudes a les de *Myotragus* és, sense cap dubte, *Gallogoral*. Si en principi comparem la mandíbula de *Gallogoral meneghinii* amb la de *Myotragus balearicus* es poden observar algunes diferències notables. La d'aquest darrer és molt més curta, particularment al nivell de la diastema (ANDREWS⁴) i per la seva configuració recorda una mica la dels rosegadors. La mandíbula de *Gallogoral* és molt més llarga. No obstant això, si tenim en compte la mandíbula de *M. batei* hi podem observar algunes característiques que fan que morfològicament se situï entre les que posseeixen les mandíbules de les dues espècies abans dites (*G. meneghinii* i *M. balearicus*). Així, es pot recordar que la mandíbula de *M. batei* difereix de la descrita a l'espècie tipus en què posseeix una regió premolar amb dues peces (enc que hem de dir que segurament la primera forma part de la dentició de llet, com també segurament ho és la tercera incisiva, tan problemàtica; per a la discussió d'aquests fets vegeu PONS³⁵, en premsa, i ALCOVER, inèdit). A més la mandíbula de *M. batei* és més llarga, així com també ho és la diastema (CRUSAFONT i ANGEL¹⁵).

Trobar característiques morfològiques a *M. batei* intermèdies entre les de *Gallogoral* i les de *M. balearicus* és un fet que ens sembla força interessant per a l'establiment de les relacions filogenètiques del gènere que estudiem, ja que el procés que va dur a la formació de *M. balearicus* va fer que es desfiguràs en aquesta espècie la fesomia dels seus avis, fesomia que pot ésser desvetllada —almanco en part— quan considerem les característiques morfològiques de *M. batei*.

Les mandíbules de *Gallogoral* i *Myotragus* difereixen de les de *Nemorhaedus* i *Capricornis* perquè, entre d'altres caràcters, en aquests darrers es troba una espina maxil·lar bastant sortida. Aquesta espina maxil·lar se situa davall del tercer queixal. Al *Gallogoral* només apareix com una tuberositat voluminosa, emperò poc sortint, i

a *Myotragus* pràcticament es pot dir que no s'hi troba (si no és que es vulgui homologar-hi la petita convexitat que es troba a nivell del M₂). Per altra banda, el còndil és molt més complexe a *Gallogoral* i *Myotragus* que als gorals actuals.

De totes les característiques comunes entre ambdós gèneres assenyalades fins ara, les unes ja indicades per GUERIN²⁵ i les altres observades per nosaltres, ja pareix que es desprenen unes relacions de parentiu molt fortes, particularment pel fet que les característiques comunes del cervell i de la fossa temporal els aïllen perfectament dels altres membres de la tribu. Nogensmenys, llevat d'aquestes característiques dites fins ací, cal indicar que també l'estructura morfològica de l'esquelet postcranial abona l'opinió que el parentiu entre els dos gèneres és molt estret.

Així, l'atlas és una vèrtebra voluminosa que a ambdós gèneres es caracteritza per l'amplària de les seves apòfisis transversals, ben projectades cap endarrera. Apòfisis transversals d'aquest tipus no es troben mai a *Nemorhaedus* ni *Capricornis*. Un altra peculiaritat de l'atlas pròpia tan sols de *Myotragus* i *Gallogoral* és la presència d'un fort tubercle posterior.

A l'axis, tant a *Myotragus* com a *Gallogoral* el que més destaca és l'elevada apòfisi neural, amb la vora superior suaument convexa. Malgrat que al treball d'ANDREWS⁴ es pot llegir que l'espina neural de l'axis no és gaire sortint, crec que la cosa que es pot observar és precisament la contrària. La relació $\frac{\text{altària màxima de l'axis}}{\text{llargària del cos de l'axis}} \times 100$ al *Gallogoral* varia entre 126,4 i 139,1; al *Nemorhaedus* entre 88,7 i 95,6, i al *Capricornis* oscil·la entre 95,0 i 96,2 (GUERIN²⁵). A una vèrtebra d'un exemplar holocènic de *M. balearicus* trobada a la Cova des Moro (Manacor), que es conserva a la col·lecció del Speleo Club Mallorca, aquesta relació és de 135,0, amb la qual cosa entra dintre la variabilitat observada a *Gallogoral* (encara que, lògicament, és molt més petita).

En conjunt, la morfologia dels ossos llargs de *Myotragus* (fèmur, tibia, húmer, radi i cúbit) recorda molt la que es pot observar als ossos respectius de *Gallogoral*. Es pot dir que les diferències que s'observen entre els ossos llargs d'ambdós gèneres radiquen essencialment que els ossos del *Rupicaprini* de les Gimnèsies són més petits i relativament més massissos que els de l'antilop europeu.

Potser l'os més peculiar de *Myotragus* sigui l'os *canon* metacarpal. En relació als metacarpals dels altres *Rupicaprini* és un os curt i petit. Hi és a dos gèneres villafranquiens de mida grossa, *Gallogoral* i *Megalovis*, on trobem els metacarpals relativament més robusts i més semblants als de l'endemisme balear. Una cosa semblant succeeix als metatarsals: també aquí la característica de *Myotragus* és el seu relatiu escurçament, i és també *G. meneghinii* el *Rupicaprini* que posseeix uns metatarsals més semblants als de l'espècie balear.

Malgrat tot això, als os *canon* d'ambdues extremitats existeixen notables diferències entre *M. balearicus* i *G. meneghinii*. Segurament aquesta ha estat una de les estructures òssies que ha sofert canvis més grossos. De tota manera en principi crec que podem esperar que, igualment com ha succeït a les mandíbules, el *M. batei* tenguí un os *canon* de llargària intermèdia entre els de les dues espècies abans dites, enc que

també pot ésser que aquests ossos hagin evolucionat més aviat que les mandíbules, i així *M. batei* els podria posseir gairebé com els de *M. balearicus*.

Cloent aquest epígraf, pens que de tot el que hem dit fins ara es desprenen unes relacions de parentiu molt fortes entre els gèneres *Gallogoral* i *Myotragus*. Crec que a la llum de les nostres actuals coneixences, es pot assegurar que *Myotragus* és molt més pròxim a *Gallogoral* que el que aquest ho pugui ésser respecte a qualsevol altre dels *Rupicaprini* coneguts.

ENTRADA DELS ANTECESSORS DE *MYOTRAGUS* A LES ILLES

Fins ara tots els autors que han treballat sobre aquest tema, sense cap excepció, admeten sense prèvia discussió que l'antecessor de *Myotragus* arribà a les Illes Gimnèsies devers el Pontjà Superior (fa, com a mínim, 5-6 milions d'anys). En aquest treball discutirem, en primer lloc, la validesa d'aquesta hipòtesi, i en segon presentarem una altra alternativa que ens sembla pot ésser més correcta: hipòtesi que en principi ens va suggerir el Dr. VILLALTA i que suposa que l'entrada de l'antecessor de *Myotragus* a les Illes va tenir lloc al curs d'una de les glaciacions quaternàries, gairebé segur Mindel. La tria entre ambdues hipòtesis se'ns presenta com una qüestió que encara resta per aclarir. Crec que la hipòtesi clàssica, l'entrada al Pontjà, es fonamenta amb arguments d'indole geològica, en tant que la nova hipòtesi recolza sobre arguments biològics. Si acceptam la primera d'elles ens trobam amb problemes biològics de difícil explicació, i si el que fem és admetre la segona són geològics els problemes que ens sorgiran. Ens trobam, doncs, davant dues alternatives i n'hem de triar tan sols una. Aquesta elecció és enterament personal, ja que no es tracta de fenòmens comprovats, ans de models de què ens valem per a intentar explicar una realitat. Cal dir que a mi, personalment, a causa segurament de la meva formació com a biòleg, m'atrau més la hipòtesi nova que suggeriré.

Cap al Pontjà Inferior ens trobam que la Mediterrània era una mar tancada. El plegament alpi, el que donà origen a les Serres de Tramuntana i de Llevant de Mallorca i a les muntanyes eivissenques, causà el tancament de l'Estret de Gibraltar. Una volta tancada la Mediterrània es va anar dessecant, per mor que el clima de l'època era càlid i feia que l'evaporació fos de més importància que les aportacions hídriques que rebia aquesta mar. Alguns autors (CUERDA¹⁶) creuen que al Pontjà Superior la mar havia davallat ja uns mil metres. Aquest seria un moment que les Illes estarien ensamblades gairebé per tot arreu amb els continents veïns, i és en aquest moment a on clàssicament se situa l'entrada de l'antecessor de *Myotragus*. Vegeu, per exemple, el darrer treball de COLOM¹³, on aquest autor ja dóna per suposat que *Myotragus* va entrar al final del Miocè o a inici del Pliocè, i utilitza això com a argument per a dir-nos que a aquella època Mallorca posseïa «un mayor contingente y variedad de biotas» que l'illa de Menorca. Al mateix article ens diu, sense cap argumentació, que *M. balearicus* «debió pues pasar de Mallorca a Menorca durante el Plioceno, y con ella otras muchas especies más», cosa que trobam força desencertada.

Des del Pontjà fins a l'època holocènica, en què s'extingí el nostre gènere, passen com a mínim de 5 a 6 milions d'anys. Ens estranya moltíssim que fins ara no s'hagin trobat jaciments corresponents als primers milions d'anys i que calgui situar totes les troballes de restes al darrer milió o mig milió d'anys. Hem de tenir en compte que els *Rupicapri* fòssils europeus més antics daten del Villafranchià Mitjà i Superior, i que només se'n coneix un gènere de l'inici del Pliocè, *Pachygazella*, trobat a la Xina. Dit això, crec que perfectament es pot afirmar que al Pontjà encara no s'havia diferenciat la tribu dels *Rupicapri*, per tant en aquesta època cap membre de la tribu, encara inexistent, va poder entrar a les Illes.

A més, crec que el parentiu directe entre *Gallogoral* i *Myotragus*, que hem tractat de demostrar a l'epígraf anterior, és també un obstacle per a la concepció clàssica d'entrada al Pontjà. També hem de tenir en compte l'ambigüitat del concepte «Villafranchià». Aquesta època, durant la qual es trobava a Mallorca *M. batei*, és un període de límits molt poc precisos, que en el sentit més ampli dura des de fa uns dos milions d'anys fins devers 500.000 - 400.000 anys, és a dir, fins a mitjan glaciació de Mindel.

Les restes de *Gallogoral* estudiades per GUERIN²⁵ pertanyen al Villafranchià Superior, és a dir, daten de 700.000 a 500.000 anys. Admetent la hipòtesi clàssica hauríem de suposar que no existeix un parentiu directe entre ambdós gèneres, ans hi hauria hagut un procés de convergència al llarg de gairebé uns cinc milions d'anys, cosa que és més senzilla de dir que no d'admetre.

Crec que si considerem *Gallogoral* molt pròxim a *M. batei* els hem de suposar cronològicament també molt pròxims, i en conseqüència cal situar l'entrada de l'antecessor immediat de *M. batei* cap als 600.000 - 500.000 anys, és a dir, als inicis del Mindel.

Per un altra banda, tots els parents de *Nesiotites* i de *Hypnomys*, fauna mastozoològica que acompanya *Myotragus*, semblen haver-se diferenciat o bé a la fi del Pliocè o bé a l'inici mateix del Quaternari, mai abans. Això també ens sosté la idea que *Myotragus* i la seva fauna acompanyant varen haver d'entrar a les Illes amb posterioritat al límit Plio-quaternari.

Hi ha un altre argument a favor d'aquesta nova hipòtesi. Sembla que el clima del Pontjà va ésser càlid. Així ho demostra el descens de les aigües que succeí en aquella època i els resultats d'una sèrie de sondejos fets pels americans de la D.S.D.P. a les fondàries de la Mediterrània (COLOM¹²) que han proporcionat una bona quantitat d'evaporites. A una època càlida sembla lògic que un animal propi de les regions fredes muntanyenques, com devia ésser l'antecessor de *Myotragus* (com tots els *Rupicapri*), cerqui refugi o bé a les muntanyes més altes o bé a les zones més fredes, que al nostre hemisferi són les de Tramuntana. En cap cas un animal típic d'una fauna de caràcter fred i muntanyenc, a una època càlida migrarà cap a les zones temperades o equatorials, sinó tot el contrari. A més hem de tenir en compte que malgrat que la Mediterrània estigué gairebé totalment seca durant el Pontjà Superior segurament devia ésser un desert salí, tal com ho demostra la presència d'evaporites (la seva formació es realitza quan precipiten les sals d'aigües tranquil·les i hipersalines), de manera que devia constituir una barrera per a la vida.

Fig. 1



Gallogoral.



Myotragus.
batei.



Myotragus
balearicus.

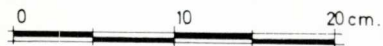


Fig. 1. Cranis de *Gallogoral meneghini*, *Myotragus batei* i *M. balearicus*. Els dibuixos s'han fet a la mateixa escala perquè es vegi el procés de nanisme que va conduir fins al gènere balear. Skulls of *Gallogoral meneghini*, *Myotragus batei* and *M. balearicus*. Drawing have been made at the same scale in order to see the dwarfing process that originated the balearic genus.

Totes aquestes qüestions ens han fet pensar en la invalidesa de la hipòtesi que suposa l'entrada al Pontjà. Nogensmenys hem de dir que l'alternativa que presentam encara resta coixa per mor que fins ara no hem pogut resoldre un dels principals problemes que comporta: per on va entrar l'antecessor de *Myotragus*? Ara per ara es desconeixen unions entre les Illes i els continents veïns posteriors al Pontjà. Tan sols el coneixement de l'evolució paleogeogràfica de les Illes durant el Quaternari permetrà mostrar la validesa o invalidesa d'aquesta nova hipòtesi que aquí plantejam. De moment cadascú pot triar segons el propi criteri entre ambdues hipòtesis.

A aquest epígraf, i pel que es refereix al nostre treball, tan sols ens resta dir que la confirmació d'aquesta nova hipòtesi ens duria al fet que l'evolució que va conduir de *Gallogoral*, o d'un pròxim parent seu, a *Myotragus* va ésser molt ràpida. De fet, com ha succeït a gairebé totes les evolucions dels mamífers quaternaris de les illes mediterrànies.

ANÀLISI DE L'EVOLUCIÓ QUE VA CONDUIR A *MYOTRAGUS*

Per a fer en aquestes planes l'anàlisi de l'evolució que va conduir fins a *Myotragus* anirem agafant, una per una, les més importants característiques pròpies d'aquest gènere i les anirem comparant amb les corresponents característiques morfològiques del seu parent continental. D'aquesta manera podrem veure que les diferències que existeixen entre ambdós gèneres es poden homologar a les que trobam entre altres mamífers insulars i els seus parents continentals. Amb l'ajuda d'aquestes homologies es realitzarà un assaig d'interpretació d'aquests fets que, com veurem més endavant, es poden atribuir en opinió nostra a la insularitat, i més concretament a la manca de depredadors que es dona sovint entre els mamífers illencs.

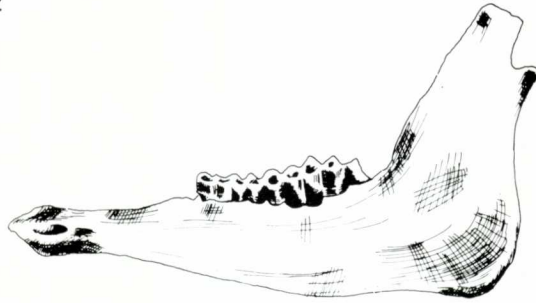
Les característiques que analitzam a les línies que segueixen són la mida, la reducció dels metapodials, l'eixamplament relatiu dels ossos llargs de les cames, la fusió dels *os canon* metatarsals amb els elements terminals del tars, la posició dels ulls, la reducció de les banyes i finalment les característiques pròpies de la dentició i de la resta del complex mastegador.

Mida

Ja hem vist que *Myotragus* difereix en gran manera de *Gallogoral* per la seva mida. L'espècie balear és molt més petita que el gènere del Villafranquià europeu (vegeu les figures 1 i 2). Em pens que de l'admissió de parentiu entre els dos gèneres es pot deduir que hi ha hagut un procés de nanisme que ha conduït d'una forma de *Rupicaprina* molt gran (de la mida de l'actual *Oreamnos*) fins al gènere que compta amb les formes més petites de tota la tribu (els exemplars de les poblacions holocèniques de *Myotragus*), més petites fins i tot que un cabrit de pocs mesos.

Fins ara es considerava que tots els grans mamífers de les illes mediterrànies (Artiodàctils i Proboscídis) havien sofert processos de nanisme, i s'assenyalava com

Fig. 2



Gallogoral.



Myotragus batei.



Myotragus balearicus.



Fig. 2. Mandíbules de *Gallogoral meneghinii*, *M. batei* i *M. balearicus*. De *G. meneghinii* no es coneixen més que dues incisives, que són com les dels altres *Bovidae*. *M. batei* poseeix dues incisives de creixement continu (l'holòtipus en porta un altra, emperò de llet) i *M. balearicus* tan sols una.

Mandibles of *Gallogoral meneghinii*, *M. batei* and *M. balearicus*. From *G. meneghinii* just two incisors are known, identical to these of the other *Bovidae*. *M. batei* has two continued growth incisors (holotype has another but is a deciduous one) and *M. balearicus* just one.

14/15 10/12 196 *

a única excepció el *Myotragus* de les Gimnèsies (THALER³⁸). Es considerava a aquest com a excepció per mor que se'l relacionava amb *Nemorhaedus*, Ruicapri que és de mida molt semblant a la de les poblacions de *Myotragus* de les èpoques més fredes i una mica més gran que les del exemplars holocènics (vegeu figura 3, que mostra les diferències de mida entre els exemplars de dues poblacions heterocròniques de *Myotragus*). Emperò, amb la nova interpretació que aquí suggerim deixaria d'ésser una excepció per a ésser un altre animal que hauria sofert aquest procés biològic.

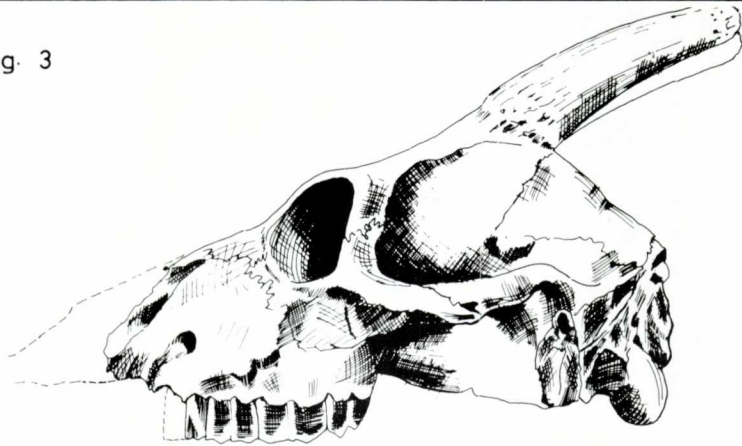
Aquest tipus de processos es troben a moltes illes i a diferents grups de mamífers. Així s'observen als Proboscídis que varen assolir les illes de la Mediterrània Occidental i Sardenya: es tracta d'unes espècies emparentades molt directament amb el mamut, *Elephas antiquus*, elefant de gran mida que visqué a l'Europa Continental durant gran part del Quaternari, i que malgrat d'ésser pròximes a aquest difereixen emperò d'ell perquè llur mida és molt reduïda (VAUFREY⁴⁰; THALER³⁸). S'han descrit diverses espècies, que difereixen per la seva talla i localització: *E. lamarmorae*, de Sardenya, de talla intermèdia (com la d'*E. melitensis*); *E. mnaiensis*, *E. melitensis* i *E. falconeri*, de Sicília i de Malta (a diferents èpoques i de mida una mica gran, mitjana i petita, respectivament); *E. antiquus ssp.* de petita mida, de les Cíclades; *E. creticus*, de Creta i *E. cypriotes*, de Xipre. De totes aquestes espècies la més petita és *E. falconeri*, del Pleistocè Sicilià: a la Universitat de Roma s'han reconstruït darre-rament els esquelets de quatre exemplars, un mascle, una femella, un jove i un petit; llur altària fins a la creu és respectivament de 90 cm, 80 cm, 42 cm i 28 cm (PETRONIO³⁴).

A més també a altres grups de mamífers trobam aquests processos de nanisme. Així els veiem als hipopòtams: hi ha com a mínim tres espècies nanes a les illes de la Mediterrània: *Hippopotamus creutzburgi*, de Creta; *H. pentlandi*, de Malta i *Phanourios minor*, de Xipre. En aquest grup és l'espècie de l'illa de Xipre, *P. minor*, la més petita de totes. I així mateix observam tendències semblants als Cèrvids: a l'illa de Creta va viure un cero nan, *Promegaloceros creticus*, emparentat amb *Megaloceros giganteus*, un gran cèrvid del Pleistocè Continental Europeu.

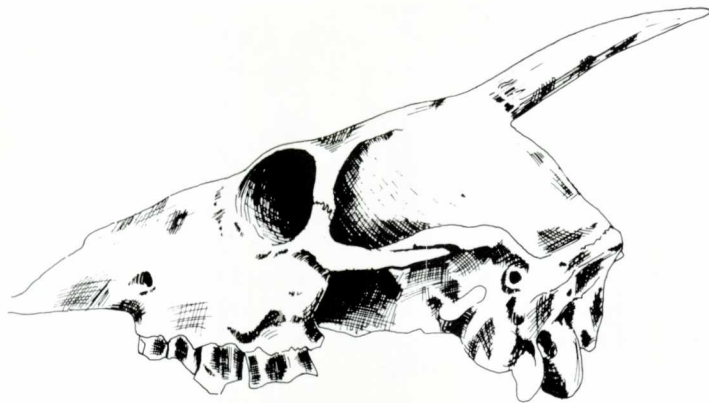
Hem de dir que malgrat que tots els exemplars que hem citat ací siguin de les illes mediterrànies, els fenòmens de nanisme de grans mamífers a les illes no es limiten de cap manera a aquesta regió. THALER³⁸ esmenta que en algunes illes del Pacífic de la zona de Califòrnia va viure una casta d'elefant, *E. exilis*, que estava emparentat amb *E. imperialis*, una espècie grossa de mamut nord-americà, i que la seva mida era gairebé la meitat de la d'aquest darrer. Igualment, al Pleistocè de l'illa de Madagascar es troba una espècie nana d'hipopòtam, *H. lemerli*. També són notables les observacions d'HOOIJER al respecte. Aquest autor (HOOIJER²⁶) clou el seu treball sobre l'evolució dels mamífers del sud i de l'est de l'Àsia dient-nos: «Since the time of their immigration into the Greater Sunda Islands (in the late Pliocene or in the early Pleistocene) various species have undergone a gradual diminution in size, accompanied in some cases by essential changes in the structure of their limbs or feet».

Nogensmenys cal recalcar el que dèiem al començament d'aquest treball: tots o

Fig. 3



Myotragus balearicus.



Myotragus balearicus.



Fig. 3. Comparació entre el crani d'un exemplar de *M. balearicus* d'època freda (a dalt) i un altre d'època càlida (a baix). El primer va ésser trobat a l'Avenc d'en Joan (Pollença), pertany a un individu jove (el tercer queixal encara no ha sortit ben bé); se suposa que és d'època wurmiana. L'altre és un exemplar holocènic trobat a la Cova des Moro (Lloseta); és d'un animal molt vell, amb les dents molt gastades. L'exemplar holocènic malgrat ésser més vell és més petit que l'animal d'època wurmiana. *Myotragus balearicus* segueix positivament la regla de Bergman. Comparison between a skull of a specimen of *M. balearicus* from cold period (above) and another from warm period (below). The first one was found in the Avenc d'en Joan (Pollença); it is from a young specimen (the third molar is not completely out); it is believed that is from the würmian period. The other is a holocenic specimen found in the Cova des Moro (Lloseta); it is a very old animal, with very worn teeth. The holocenic specimen is older but smaller than the würmian animal. *M. balearicus* is Bergman positive.

quasi tots —almanco jo no en conec cap excepció— els exemples coneguts d'aquest fenomen es troben a illes de les zones càlides o temperades.

El fenomen del nanisme dels grans mamífers que es dona a les illes crec que es pot explicar amb gairebé els mateixos arguments amb què explicàvem en un altre treball (ALCOVER i ROCA¹) el fenomen del gegantisme dels micromamífers insulars. Sense filar massa prim direm que l'explicació que es pot donar a aquest procés radica en l'absència de depredadors i en la limitació de l'alimentació que se sol donar als medis insulars. El primer d'aquests dos factors potser sigui el més important (THALER³⁸). Sabem que les mides que es donen als Artiodàctils (i a altres ordres de mamífers) continentals són degudes en gran part a l'acció dels depredadors, els quals provoquen unes pressions de selecció que afavoreixen les formes de mida francament grossa, gràcies a la qual poden produir gran quantitat d'energia que utilitzen per fugir dels depredadors (VALVERDE³⁹). L'absència de depredadors fa que s'anul·lin aquestes pressions de selecció i llavors la talla disminueix cap a uns valors que són els que més s'aproximen als òptims per a la regulació tèrmica de l'animal (que són els valors mitjans). Per una altra banda cal assenyalar que la insularitat duu també una pobresa de recursos alimentaris (enc que tan sols sigui per la limitació de l'espai); això constitueix una limitació en el consum proteínic, el qual també es relaciona amb la mida petita.

Reducció dels Metapodials

Aquesta és una altra de les característiques més típiques de *Myotragus*: el gènere de les Gimnèsies presenta els metapodials més curts que es coneixen dintre dels *Bovidae* (ANDREWS⁴), i això no tan sols per les seves mesures absolutes, ans principalment per la seva petita mida relativa en comparació amb la llargària dels altres ossos llargs de les extremitats (vegeu la figura 4).

Alguns autors (KURTEN²⁷, MERRILEES²¹) assenyalen que l'onso de les coves europeu, *Ursus spelaeus*, i el de Florida, *Tremarctos floridanus*, així com també la hiena de les coves, *Crocuta crocuta speleaea*, posseeixen uns metapodials curts. Aquesta possible convergència es pot utilitzar per a defensar la hipòtesi que esmenten ADROVER i ANGEL³, segons la qual *Myotragus* devia d'ésser considerat com un mamífer troglòbi. Aquesta hipòtesi, segons la nostra opinió, no té cap sentit. Hem de dir, en primer lloc, que en tot cas s'hauria de considerar *Myotragus* com un mamífer troglòfil (com bé corregeix MERRILEES³¹, i com en principi va suggerir ANGEL⁷, en el Simposi de Deià), i a més que malgrat les possibles convergències assenyalades amb animals de costums cavernícoles no hem trobat cap raonament coherent que ens dugui a relacionar la presència d'uns metapodials relativament curts amb l'adaptació a la vida cavernícola.

Més raonable ens ha semblat una altra explicació, que justifiarem als següents paràgrafs, segons la qual la presència d'uns metapodials relativament curts estaria relacionada amb l'adquisició de l'estabilitat de l'animal en un terreny rocallós. Cal indicar que també es troben metapodials relativament curts (enc que a un grau molt menor que a *Myotragus*) al cero nan de Creta, *Promegaloceros cretensis*.

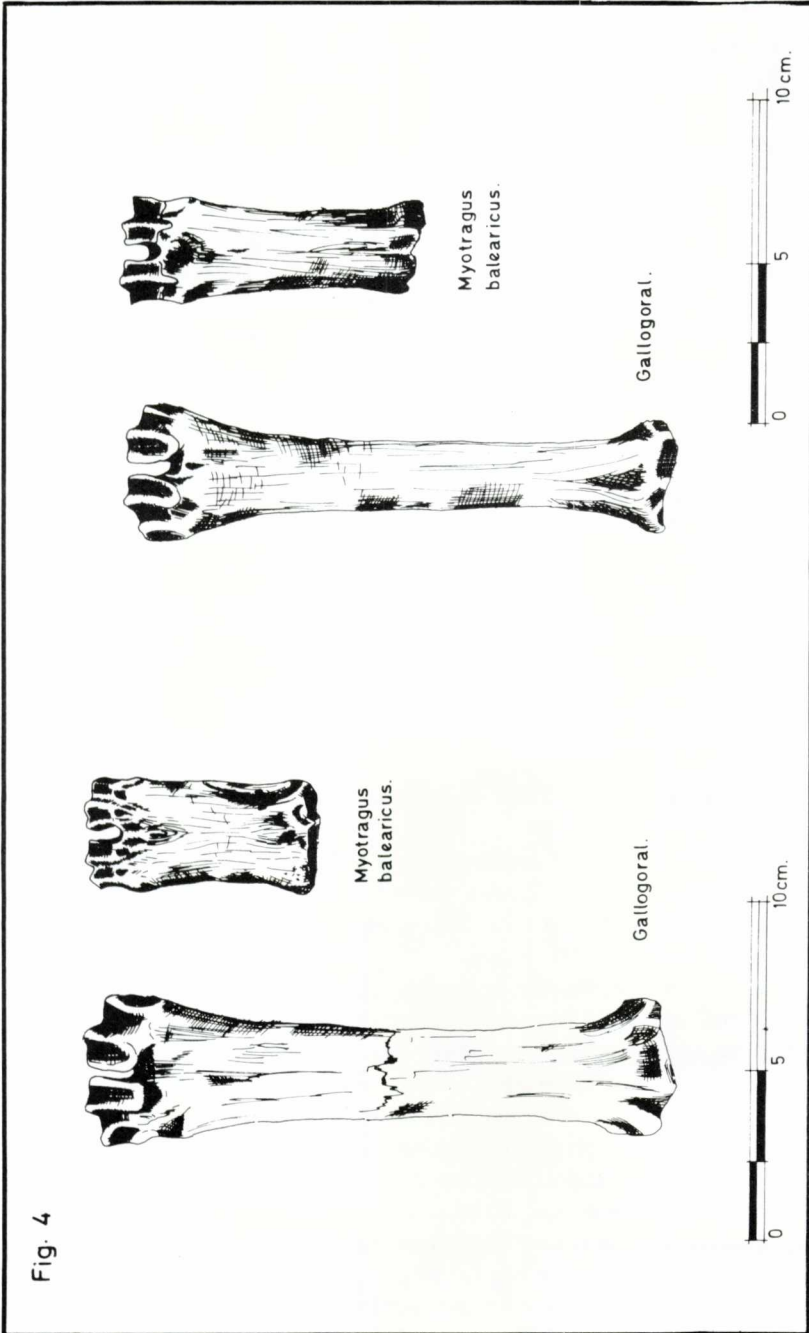


Fig. 4. Metapodials de *Gallogoral* i de *M. balearicus*. S'observa la reducció que han sofert els d'aquest darrer. A la dreta es troben els metatarsals i a l'esquerra els metacarpals.
 Metapodial bones from *Gallogoral* and *M. balearicus*. It is possible to observe the reduction in size of the latter metapodial bones. At right there are the metatarsal bones and a left the metacarpal bones.

Se sap que, llevat de l'augment de la mida, una altra de les adaptacions que tenen els Artiodàctils davant la pressió de selecció que constitueix la depredació, consisteix en la fugida. Perquè evolutivament aquesta fugida sigui eficaç ha d'ésser la més ràpida possible i per això cal, al seu torn, que la gambada sigui la més llarga possible. La màxima llargària de la gambada s'aconsegueix biomecànicament quan les proporcions dels diversos segments articulats de les cames s'aproximen a la relació 1:1:1 (és a dir, quan la mida del fèmur, de la tibia i el tars, per una banda, i de l'húmer, el radi-cúbit i el carp per l'altra, són iguals entre elles o almanco molt aproximades; vegeu LESSERTISSEUR i SABAN²⁹; GRAY²⁴). L'assoliment d'aquestes proporcions al llarg de l'evolució dels Artiodàctils ha suposat bàsicament un augment de la llargària dels metapodials, fins que han arribat a posseir la mateixa mida que els segments anteriors dels membres. Malgrat els avantatges que això suposa davant dels depredadors, l'aspecte negatiu que posseeix aquesta adaptació evolutiva per a la fugida consisteix en el fet que a mesura que se separa el cos de l'animal de la terra —pel susdit augment de la llargària dels metapodials— aquest va perdent estabilitat.

A les Illes, on no existeixen depredadors, aquesta pèrdua d'estabilitat que implica l'adquisició de les proporcions 1:1:1 als segments de les extremitats, no comporta cap avantatge, per mor que ja no cal fugir de ningú. Per això es donen pressions de selecció a favor de recuperar l'estabilitat perduda, que morfològicament es tradueixen en la progressiva reducció dels metapodials.

Així, doncs, crec que es pot defensar perfectament aquesta hipòtesi, segons la qual la reducció dels metapodials a *Myotragus* (com també a altres mamífers) es relacionaria amb la recuperació de l'estabilitat perduda amb l'adaptació a la fugida dels depredadors que posseeixen els seus parents continentals.

Eixamplament relatiu dels ossos llargs de les extremitats

Una altra adaptació a la cursa consisteix en la lleugerització dels membres, particularment al seu extrem distal. Així s'aconsegueix que el centre de gravetat del membre se situï més a prop de la massa del cos, i així el moment d'inèrcia del membre és relativament baix (GRAY²⁴).

Quan no cal la cursa per mor de la inexistència de depredadors, la secció dels ossos dels membres no respon a aquesta adaptació per a aconseguir un moment d'inèrcia molt petit, ans es relaciona més directament amb el suport de la massa del cos, i per això es dona un relatiu eixamplament dels ossos llargs dels membres en relació a les formes típicament cursorials. Aquest fet és esmentat per SCHMIDT-NIELSEN³⁷ al seu llibret sobre biomecànica animal, emperò referint-se només a les proporcions que s'observen als mamífers de gran mida (elefants, rinoceronts). Nogensmenys crec que també es pot aplicar al cas de *Myotragus*: en aquest gènere s'observen unes proporcions que indiquen una major amplària relativa dels ossos dels membres que la que s'observa a *Gallogoral* (vegeu la taula 1 i la figura 4). I, pel que hem dit, també aquí podem concloure que aquesta morfologia s'hauria adquirit gràcies a la manca de depredadors.

TAULA 1

Relació $\frac{\text{amplària de l'epífisi proximal}}{\text{llargària de l'os}} \times 100$ als diferents ossos llargs de les extremitats dels *Rupicapri*.*

Ratio $\frac{\text{width of the proximal epiphysis}}{\text{bone length}} \times 100$ in the different long bones of the *Rupicapri* limbs.

	Myotragus	Gallogoral	Nemorhaedus	Capricornis
Fèmur	33.6 n = 127/137	27.0 n = 1/1	21.9 n = 5/5	22.8 n = 1/1
Tibia	23.8 n = 109/121	21.8 n = 3/3	18.3 n = 5/5	22.0 n = 4/4
Metatars	31.1 n = 162/164	20.5 n = 8/8	15.6 n = 5/5	17.2 n = 6/6
Húmer	29.3 n = 107/94	25.3 n = 2/2	21.2 n = 6/6	21.5 n = 4/4
Radi	21.1 n = 110/107	21.6 n = 4/4	17.6 n = 5/5	19.2 n = 4/4
Metacarp	43.0 n = 179/180	24.5 n = 9/9	19.2 n = 5/5	21.6 n = 5/5

* Les mesures que han permès l'establiment d'aquestes relacions provenen de dades fornides per Neus FARNES (inèdit) de poblacions holocèniques de *Myotragus* i per GUERIN²⁵.

Fusió dels tarsals distals amb l'os canon metatarsal

Aquesta qüestió ha estat tractada en un recent treball dels paleontòlegs holandesos LEINDERS i SONDAAR (1974). Per això tot el que direm ací és tan sols un reflex, gairebé una transcripció, del que diuen aquests autors, sense que aquí hi hagi pràcticament noves aportacions. Malgrat això, he cregut que era oportú parlar del tema en qüestió.

Llevat de les fusions dels ossos tarsals que s'observen normalment als Remugadors (*O. Ruminantia*) (fusió dels metatarsals III i IV a l'os canon; del navicular i del cuboide al navico-cuboide; i dels cuneïformes II i III al gran cuneïforme), cal assenyalar altres tipus de fusions que també es donen als ossos tarsals de qualques Remugadors de les faunes illenques: en primer lloc la fusió del gran cuneïforme amb el navico-cuboide, i en segon, la fusió d'aquest complex navico-cuboide-cuneïforme amb l'os canon. És aquesta darrera situació la que trobam a *Myotragus*, com ja ens assenyala ANDREWS⁴ a la seva descripció.

Per assajar la interpretació d'aquestes fusions, que també es poden observar al cero nan de Creta, a un altre cero del Pleistocè de Malta i a un cero miocènic d'Itàlia encara no descrit, els esmentats científics holandesos estudien l'anatomia funcional d'aquests ossos a animals actuals tot just morts. Així observen l'existència d'un fort tendó provinent del *musculus peroneus longus*, que s'uneix al costat lateral del cuneïforme I (petit cuneïforme), i d'un altre tendó, més petit, provinent del *musculus tibialis* que s'aferra a la mateixa peça tarsal pel seu costat medial. El tendó procedent del *musculus peroneus longus* passa, anant cap al costat lateral del navico-cuboide, per enmig d'una canal que divideix en dues bandes la faceta d'aquest os per a l'os canon.

Amb la contracció del *musculus peroneus longus* els esmentats autors observen que es produeix una petita rotació de l'os canon, causada pel moviment del petit cuneïforme. Aquesta rotació de l'os canon —sempre segons ens diuen LEINDERS i SONDAAR²⁸— sembla estar relacionada amb l'habilitat que tenen els Remugadors per a fer aviat el ràpid moviment de zig-zag que realitzen quan han de menester fugir dels depredadors.

D'aquesta forma, en no existir depredadors a les illes, la rapidesa i el mecanisme del zig-zag resten sense cap significat funcional per als Remugadors que hi viuen.

Cloent el seu estudi LEINDERS i SONDAAR²⁸ ens diuen: «This, with the shortening of the metatarsals and the phalanges, gives a foot construction which is advantageous for a low speed locomotion in a varied environment».

Posició de les òrbites oculars

Ja des d'antic sabem que la calvària de *Myotragus* es caracteritza per la situació quasi frontal de les òrbites oculars. L'angle que formen els eixos imaginaris perpendiculars al pla de les òrbites i que passen pel seu centre és molt petit en comparació

amb el que formen els eixos de les òrbites oculars de *Gallogoral* o de qualsevol altre *Rupricaprini* (no es coneix el valor d'aquest angle a «*Antilope melonii*). És normal a quasi tots els Artiodàctils que aquest angle sigui molt obtús. Amb això l'animal adquireix un camp de visió molt més ample que el que posseiria si els ulls se situassin frontalment; emperò, alhora l'animal perd part del seu camp de visió en relleu (camp de visió binocular), que passa a ésser més petit. Tanmateix la posició lateral dels ulls és avantatjosa per a l'animal, per mor que així té un camp de visió més ample per afinar els depredadors: aquests tan sols podran sorprendre les seves preses si les ataquen per darrera, ja que si les ataquen per qualsevol dels costats són vists de tot d'una.

Aquesta estratègia evolutiva que representa l'adquisició de visió lateral està molt estesa al món dels mamífers-presa. Tan sols hi ha un ordre, *Primates*, on la visió frontal és la normal, i això a causa del fet que viuen en un ambient molt especial, l'arbori-tropical, on manquen els depredadors i on és molt important i necessària la visió en relleu. No conec cap cas d'altre Artiodàctil que presenti les òrbites oculars tan frontals com *Myotragus* (malgrat que existeixen altres Artiodàctils que visqueren en condicions ecològiques semblats a les d'aquest).

Tanmateix crec que en principi podem admetre que l'absència de depredadors al Quaternari de les Gimnèsies hauria permès que la visió de *Myotragus* tornàs frontal, recuperant l'animal la visió en relleu —tan útil als terrenys muntanyencs, amb molts de cingles, com són les muntanyes mallorquines— que ja feia molt de temps havien perdut els seus antecessors continentals, sotmesos a la pressió selectiva dels depredadors.

Reducció de les banyes

És aquesta una altra de les característiques distintives de *Myotragus* en relació a *Gallogoral*. Les banyes que posseï el gènere de les Gimnèsies eren molt més petites que les que duïa el seu antecessor continental, i això no tan sols en valors absoluts —com seria d'esperar per mor del procés de nanisme que va conduir a *Myotragus*— ans també en els relatius (vegeu la fig. 1). A *Gallogoral* la relació

llargària mitjana de les banyes

llargària mitjana condilo-basal del crani

és segons mides fornides per GUERIN²⁵ de 0,85 (n = 2 per la llargària de les estagues de les banyes; i n = 3, per la LCB). Aquesta mateixa relació és, segons dades que ens va subministrar Neus FARNES, a la població holocènica de la Cova de Muleta de 0,38 (n = 60, per la llargària de les banyes; i n = 5 per la LCB). En relació amb la mida de les banyes cal assenyalar que també s'observen diferències entre l'espècie del Villafranquià, *M. batei*, i *M. balearicus*. La primera posseeix unes banyes relativament més llargues que la segona. La relació que calculàvem és aproximadament

de 0,47 a l'holòtip de *M. batei* (suposant que la llargària condilo-basal del crani és de 159 mm, segons una apreciació aproximada realitzada damunt un dibuix publicat per WALDREN i KOPPER⁴²). Finalment, també s'observen diferències entre les poblacions de *M. balearicus* d'èpoques fredes i d'èpoques càlides (vegeu la figura 2).

La qüestió de la reducció relativa de les banyes ens pot restar explicada per un raonament semblant al que fem als paràgrafs anteriors. La presència de les banyes està també relacionada amb l'existència de depredadors, quan ja no és possible la fugida, amb unes certes possibilitats de supervivència. Altra volta seria l'absència de depredadors al Quaternari de les Gimnèsies que hauria permès que la mida de les banyes retornàs a uns valors que potser serien els òptims per a l'equilibri tèrmic.

A *Elephas falconeri* de Sicília, emparentat bastant directament amb *E. antiquus*, el mamut del Quaternari continental euroepu, ens trobam que en els mascles existeixen unes defenses de mida reduïda en comparació amb les que posseïa el seu antecessor continental, mentre que a les femelles no hi ha mai defenses. No conec el que succeeix a les altres espècies d'elefants nans d'altres illes de la Mediterrània. Emperò cal recalcar que es tracta d'un fet únic entre els proboscídids. Crec que la reducció de les defenses en els mascles i la seva pèrdua a les femelles es pot deure al recobriment d'un equilibri biomecànic que s'hauria perdut una mica amb la possessió d'unes grans defenses (el pes de les quals forma una part important de les forces que actuen sobre les extremitats anteriors, ja que formen part del conjunt cap-coll; vegeu GAMBARYAN²³). Això també hauria estat possible gràcies a l'absència de depredadors, de manera que aquest procés es pot considerar en certa mesura similar al que succeï amb les banyes de *Myotragus*.

Per ventura es podria donar una explicació semblant a l'empetitiment dels canins que s'observa a *Phanourios minor* del Pleistocè de Xipre, casta d'hipopòtam estretament emparentat amb *H. amphibius*.

Característiques de la dentició i altres de relacionades amb la masticació

Potser les peculiaritats més notables de *Myotragus* resideixen en la seva estructura i morfologia dentària. *M. balearicus* posseeix unes incisives de tipus rosegador; a més hi ha hagut una reducció en el nombre de queixals i els que resten, per una altra banda, són molt hipsodonts. L'espècie ancestral, *M. batei*, no posseeix cap d'aquestes característiques d'una manera tan marcada, malgrat que ja presenta les primeres passes que durien a l'adquisició de les peculiaritats pròpies de la dentició de *M. balearicus*.

Sembla que, per a facilitar l'anàlisi d'aquestes característiques, pot ésser convenient el seu estudi per separat, enc que em pens que totes elles estan molt relacionades entre elles.

Així, doncs, en primer lloc ens plantejam el problema que suposa l'existència d'unes incisives de tipus rosegador. Es tracta d'intentar veure com l'animal pogué arribar a adquirir-los i quins tipus d'avantatges suposa la seva presència perquè s'hagin pogut mantenir fins a l'arribada de l'home a les Illes.

Ens deixa realment astorats la presència d'aquest tipus d'iniciativa un artiodàctil (malgrat que sembla que existí un precedent dintre del mateix ordre, «*Antilope*» *haupti*, del Miocè de la Toscana; aquest animal encara resta per estudiar). Es tracta d'un cas realment únic a la història de la vida: si bé es coneixen incisives de tipus rosegador almenys a quatre ordres més d'*Eutheria* i a una família, com a mínim, de *Marsupialia*, no es coneix una altra forma d'Artiodàctil —amb l'excepció ja dita d'«*Antilope*» *haupti*— que hagi sofert una evolució de les incisives més o manco comparable a la que es donà al gènere balear.

Cal assenyalar que a la majoria de Remugadors sabem que existeix una relació entre la morfologia de les peces labials (incisives i canines), la mida de l'animal i la seva ecologia (BOUE¹¹), relació que seria deguda al fet que les peces incisiviformes estarien relacionades amb el tipus de recol·lecció de l'aliment, que al seu torn es relaciona amb la mida. Així BOUE¹¹ mostra l'existència de dues morfologies extremes diferents a les peces labials dels Remugadors, associades cadascuna a una estratègia alimentària particular (relacionada, com diem, amb la talla). Hem de dir que malgrat que ho hem intentat no ens ha semblat possible ficar *Myotragus* dins del quadre presentat per BOUE¹¹, ans creiem que cal considerar aquest gènere com un cas aïllat entre els Artiodàctils pel que es refereix a la morfologia de les seves incisives.

És curiós observar que tots els altres exemples de mamífers amb incisives de tipus rosegador són de mida relativament petita. Així els observam a *Daubentonia madagascarensis*, l'aiè-aiè de l'illa de Madagascar (O. *Primates*), als *Hyracoidea*, als *Lagomorfa* i als *Rodentia* dintre dels *Eutheria* i als *Vombatidae* (O. *Marsupiales*) d'Austràlia (MERRILES³¹; MOELLER³²). Tenint en compte que *Myotragus*, l'únic Artiodàctil on es donen, va ésser un animal també de mides relativament petites, estam temptats de pensar que potser existeixin relacions entre la mida i el tipus de dentició, no ja tan sols a un ordre o a una família, com ens indica l'esmentat treball de BOUE¹¹, ans també a nivell de la classe sencera dels *Mammalia*. Així potser hauríem de considerar les incisives de tipus rosegador com a un reflex morfològic d'una estratègia evolutiva que en els mamífers fitòfags de mida més o manco petita seria avantatjosa per a la seva alimentació, mentre que no ho seria per als mamífers fitòfags de gran mida.

Malgrat això que diem, l'absència o el meu desconeixement personal d'estudis sobre biomecànica comparada de la masticació als diversos ordres dels mamífers ens duu a no voler anar massa lluny amb aquestes suposicions, que només plantejam aquí com a possibles elements de treball.

Nogensmenys hem de fer notar que si fossin certes les suposicions exposades més amunt també hauríem de considerar la presència d'incisives de creixement continu com un producte de la insularitat, ja que segons això es tractaria d'un tipus de dentició que hauria tingut sentit en ésser l'animal de petita mida, essent això una de les seqüeles de la insularitat.

La forma concreta de com va adquirir *Myotragus* les seves incisives (si es va tractar d'un procés de selecció o tan sols va ésser possible gràcies que es varen donar unes condicions òptimes per tal que actuàs la deriva genètica...) és un problema evo-

luti que de moment no té cap resposta segura, per mor que el registre fòssil és molt escàs i pràcticament només es coneix una mica bé el resultat final d'aquesta evolució. L'existència de dues incisives de creixement continu a *M. batei* (l'anomenada tercera incisiva es pot considerar com una peça de la dentició de llet) ha dut a discutir si la incisiva única de l'espècie més recent ha sorgit per fusió d'ambdós o per desaparició del segon. Sembla que aquesta darrera opinió és la que té més partidaris actualment (PONS³⁵, en premsa).

A la bibliografia existent es pot veure com hi ha diferències en la valoració que els diversos autors han fet de la funció que devien tenir les incisives de creixement continu de *Myotragus*. Així s'ha suggerit que aquestes dents podrien constituir una adaptació a una alimentació de plantes espinoses, ericàcies (FREUDENBERG²²). Una altra opinió és que es tractaria d'una adaptació per a menjar moltes i líquens que estiguessin adherits a les superfícies de les roques (ANDREWS⁴). Finalment s'ha donat una altra interpretació, la més desencertada i imaginativa, que suggereix que les incisives de *Myotragus* eren com a defenses que l'animal utilitzava per obrir-se pas per l'interior de les cavitats (ANGEL⁶).

Indubtablement les opinions més raonables són les dues primeres. Segons elles podem suposar que la incisiva de creixement continu va poder prosperar gràcies que tenia un cert valor adaptatiu en uns moments que es varen donar unes condicions d'aridesa molt fortes, bé sia perquè les temperatures fossin molt baixes, permetent només una vida vegetal de plantes inferiors, com moltes i líquens (ANDREWS⁵), o bé perquè fossin molt altes, permetent llavors tan sols el desenvolupament d'una vegetació ericàcia i espinosa (FREUDENBERG²²).

Una altra de les característiques de la dentició de *Myotragus* consisteix en la reducció del nombre de les dents. Aquesta ja no és una peculiaritat del gènere de les Gimnèsies, ans la compar amb altres espècies de mamífers insulars. Així per exemple la trobam a *Phanouirios minor* (BOEKSCHOTEN i SONDAAR¹⁰) en el quart premolar superior, no és mai el permanent, sinó el de llet, i els tres premolars inferiors són relativament molt més petits que a *Hippopotamus amphibius*. Una reducció de la dentició paral·lela a la de *Myotragus*, encara que no tan avançada, s'observa als *Vombatidas* australians (MERRILEES³¹).

Aquesta reducció del nombre de les dents pot ésser deguda a la necessitat de concentrar l'esforç masticatori a una zona més reduïda de la mandíbula, per així guanyar eficàcia en la masticació d'una vegetació dura i abrasiva.

També amb el caràcter abradiu de la vegetació pot estar relacionada l'extremada hipsodòntia que es dona als queixals de *Myotragus*. Una hipsodòntia molt forta s'observa, així mateix, a altres Artiodàctils insulars, com *Promegaloceros cretensis*, i es pot explicar també per la mateixa raó, per la duresa de les plantes de què s'alimentava (THALER³⁸).

A més, el fet que l'angle de la mandíbula al qual s'inserta el *musculus matererus* i la cresta massètica del maxil·lar estiguin ben desenvolupats s'han de relacionar amb la possessió d'un *musculus maseterus* també ben desenvolupat. Aquest múscul, juntament amb el *musculus pterigoideus*, és el que determina el moviment mandibular

durant la trituració de l'aliment (ALEXANDER²). La potència del *musculus maseterus* està relacionada amb la força de trituració de l'animal.

Un pic adquirides les característiques del complex masticatori de *Myotragus* (incisives de creixement continu, reducció del nombre de queixals, hipsodòntia extrema, possessió d'un *musculus maseterus* ben desenvolupat) baldament que potser canviarien les condicions climàtiques i ecològiques, ja no va canviar altra vegada l'estructura dentària adquirida per aquell. I així, posseint aquest potent complex masticatori, l'animal exercí unes fortes pressions selectives sobre les plantes que invadien el seu àmbit geogràfic, les muntanyes de les Gimnèsies. Aquestes fortes pressions selectives exercides sobre la flora són possiblement les causes per les quals a Mallorca l'estatge de vegetació anomenat balear o de muntanya tingui una proporció tan elevada d'endemismes vegetals (DELVOSALLE i DUVIGNEAUD²⁰).

Discussió

Les opinions formulades en aquesta contribució, no són, de cap manera, concloents. Al contrari, es presten a tot tipus de crítica i comentari. Nogensmenys crec que el problema de la filogènia de *Myotragus* resta ja resolt satisfactòriament després de tot el que hem dit al respecte en el present treball. Malgrat que ho fem *a posteriori* podem pensar que, després de totes les anàlisis fetes, *Myotragus* és la resposta lògica de l'evolució de *Gallogoral*, o d'una forma molt pròxima, a un medi insular en el qual mancassin els depredadors i on hi haguessin unes condicions ambientals d'aridesa.

Dissortadament no podem dir el mateix sobre l'època durant la qual entraren els antecessors del gènere balear a les Illes. Sobre aquest punt, emperò, resta clar que de cap manera es pot continuar admetent la hipòtesi clàssica d'entrada al Pontà, malgrat que en aquesta darrera època se suposa que existiren vertaderes unions entre els terrenys balears i continentals. Sembla que aquesta entrada va tenir lloc durant una de les glaciacions, si més no durant l'època freda. Per la cronologia que els diversos autors de les escoles de Lyon i Montpeller han donat a les restes de *Gallogoral*, nosaltres ens inclinam a pensar que aquesta entrada devia tenir lloc cap als 600.000 - 500.000 anys ab. C., és a dir durant la glaciació de Mindel. Durant aquesta època no sabem que existissin unions reals entre les Illes i el continent. Aquesta és la qüestió més difícil de resoldre que planteja la solució que nosaltres donam ací. Emperò cal assenyalar que l'entrada dels antecessors de *Myotragus* no es va realitzar de forma accidental, ja que si s'hagués produït així hauria estat segurament l'únic mamífer del Pleistocè a les Illes, i ens trobam que de fet varen entrar amb ell un *Gliridae*, *Hypnomys*, i un *Soricidae*, *Nesiotites*. La qüestió encara està enrera d'ésser resolta.

A l'anàlisi de l'evolució que conduí de *Gallogoral* a *Myotragus* hem intentat explicar les diferències que existeixen entre tots dos gèneres com a resultat de l'evolució en medis radicalment diferents. L'expressió morfològica de les diferents peces òssies és el resultat de la conjugació de diferents pressions de selecció que actuen en

sentits contraris. Als medis continentals, pel que es refereix als Artiodàctils, hi ha bàsicament dues condicions ecològiques que caracteritzen tròficament el seu entorn i que a la mateixa volta dirigeixen la seva evolució: la presència de llurs depredadors (consumidors secundaris) i la relativa riquesa de productors primaris. Al contrari, els medis insulars es caracteritzen bàsicament, des del punt de vista tròfic, per una absència (o escassetesa) de consumidors secundaris de mamífers i per una relativa pobresa de productors. Si es vol, aquests dos fets es poden considerar com a conseqüències de la reducció en la varietat d'hàbitats i de l'elevada taxa d'extinció que es dona a les illes d'extensió relativament petita (MAC ARTHUR i WILSON³⁰), i permeten, segons la meua opinió, el plantejament dels problemes relatius a la insularitat amb un enfocament tròfic, i no tan sols demogràfic (com és el que donen normalment MAC ARTHUR i WILSON³⁰, al seu estudi).

Els problemes de la insularitat en els mamífers es podrien plantejar assajant de veure quina diversitat de consumidors secundaris pot donar suport a una determinada diversitat de consumidors primaris, i quina és la relació d'aquesta respecte a la diversitat dels productors. Això s'hauria d'estudiar comparativament en els diversos ecosistemes, tant continentals com insulars. Emperò totes aquestes qüestions resten molt per defora de les possibilitats del present treball. Amb tot, cal recalcar la importància que tenen els medis insulars per als estudis ecològics i evolutius (ja assenyada per MAC ARTHUR i WILSON³⁰). A les illes es donen unes condicions i uns fenòmens que són en gran part repetitius, i per tant ofereixen unes possibilitats d'estudi de fenòmens ecològics i evolutius que al laboratori, en condicions d'experimentació, serien quasi impensables de reproduir per al seu estudi científic. El gran nombre d'illes que existeix i la gran varietat d'extensions que tenen, constitueixen uns materials ideals per a fer estudis a la natura, ja que normalment es poden analitzar fenòmens repetitius i alhora comprovar les prediccions que es realitzin a partir de llur estudi (amb realització de models determinístics).

Per cloure aquest paràgraf cal dir que encara resten molts de problemes per resoldre en la qüestió de *Myotragus* i la insularitat. El primer de tots és, com dèiem, la qüestió de l'entrada de llurs antecessors a les Illes. N'hi ha d'altres. Existeix, per exemple, un fenomen que encara no ens resta ben explicat, i que també es dona a altres mamífers insulars, com per exemple els elefants (VAUFREY⁴⁰); consisteix en el fet que l'empetitiment ha estat proporcionalment més ràpid a l'esquelet postcranial que al crani (vegeu la Taula n.º 2), i segurament encara ha estat més lent al cervell (si més no així succeeix als elefants nans; THALER³⁸). I aquest no és el darrer problema que ens presenta l'evolució de *Myotragus*.

RESUM I CONCLUSIONS

El present treball intenta relacionar el procés evolutiu de *Myotragus* Bate 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*) amb el fenomen de la insularitat, assajant de provar que les característiques morfològiques d'aquest són conseqüència de la seva condició d'insularitat.

TAULA 2

Índex de reducció relativa dels diferents ossos llargs i del crani.*

Relative reduction index of the different long bones and cranium.

	Gallogoral		Myotragus		Reducció
	<i>Llargària mitjana</i>	<i>n</i>	<i>Llargària mitjana</i>	<i>n</i>	$100 - \frac{100 \times 1}{L}$
	(L)		(1)		
Crani	339.6	6	169.94	5	49.95
Mandíbula	280.0	3	122.606	50	56.31
Húmer	260.6	3	128.497	94	50.70
Radi	235.5	4	146.151	107	37.94
Metacarpals	168.25	8	52.963	180	68.53
Fèmur	280.3	3	123.75	137	55.86
Tíbia	308.6	3	148.648	121	51.84
Metatarsals	178.5	9	78.464	164	56.05

* Les mesures utilitzades per la realització d'aquesta taula provenen de dades fornides per Neus FARNES (inèdit) i per GUERIN²⁵. Totes les mides es donen en mil·límetres.

Després d'una breu introducció, en què, de manera molt general, s'assenyalen les relacions entre el fenomen de la insularitat i l'evolució dels mamífers, dedicam unes ratlles a la introducció històrica dels coneixements que al llarg dels anys s'han acumulat sobre aquest gènere. Així es distingeixen tres èpoques. A la primera d'elles es varen fer les descripcions dels materials i es varen donar les primeres opinions sobre les peculiars característiques morfològiques de *Myotragus*. A la segona pràcticament no es va fer res. I a la tercera, l'època actual, s'han acumulat moltes noves dades sobre l'animal en qüestió, sobre les quals recolza el present treball.

Per a poder apreciar una mica bé l'evolució de *Myotragus* se'ns fa imprescindible partir de la coneixença de dos fets: les relacions filogenètiques d'aquest gènere i l'època en què entraren els seus antecessors a les Illes. Segons la nostra opinió cap d'aquests dos fets no es troba resolt a la bibliografia existent actualment.

En aquest treball situam *Myotragus* dintre del grup natural dels gorals, a la tribu *Rupicapriini*. D'entre tots els gèneres que comprèn aquest grup és a *Gallogoral*, *Rupicapri* del Villafranquià de l'Europa Continental, al que més s'aproxima. Ambdós gèneres posseeixen característiques morfològiques comunes que no es troben a cap altre membre de la tribu (com per exemple el bombament de la fossa temporal i les peculiars característiques del cervell). A més, malgrat que existeixen reals diferències entre aquests dos Rupicapriins, ens trobam que les principals d'aquestes es poden atribuir al fet que l'evolució de *Myotragus* va sofrir el fenomen de la insularitat, mentre que la de *Gallogoral*, no.

L'altra qüestió inicial, l'entrada dels seus antecessors a les Illes, encara està enredada d'ésser aclarida satisfactoriament. El que sí és segur és que no varen entrar al Pontí, com tots els autors han suposat fins ara, per mor que en aquesta època encara no s'havia diferenciat bé la tribu dels *Rupicapriini*. A causa d'algunes reflexions que hem fet em pens que l'entrada dels antecessors de *Myotragus* a les Illes va tenir lloc cap a la glaciació de Mindel. Si hagués estat realment així caldria concloure que l'evolució que va conduir fins a la formació del goral balear va ésser un procés molt ràpid.

Una volta ja analitzats aquests dos factors passam a fer el mateix respecte a l'evolució que conduí fins a *Myotragus*. Per fer això hem agafat cadascuna de les més importants característiques morfològiques diferencials que existeixen entre els dos gèneres, el goral balear i el goral de França, i les hem analitzades de manera comparativa, homologant-les, la majoria de vegades, a les diferències que existeixen entre altres mamífers insulars i els seus parents continentals.

Analitzam, en primer lloc, la mida. Concloem que a *Myotragus* es va produir un procés d'empetitiment homòleg al que va dur a la formació dels elefants nans, dels ceros nans o dels hipopòtams nans propis del Quaternari d'altres illes de la Mediterrània. Aquest procés de nanisme em pens que és degut a la insularitat, a través de l'absència de depredadors que aquesta comporta, que permet l'ajust de la mida a unes talles òptimes per a l'equilibri tèrmic òptim de l'animal, i de la limitació d'aliments que també suposa el fet de la insularitat.

Seguidament analitzam la reducció dels metapodials, que es pot considerar com

una adquisició morfològica que contribueix a la marxa per terrenys rocallosos, adquisició que es va poder realitzar per mor de la dita absència de depredadors. De la mateixa manera es pot explicar l'eixamplament relatiu dels ossos llargs de les extremitats i la fusió dels tarsals distals amb l'*os canon* metatarsal. Totes aquestes característiques es poden considerar, doncs, com a adaptacions a un tipus de marxa que LEINDERS i SONDAAR²⁸, utilitzant termes d'automobilística, han anomenat «low gear locomotion».

Amb uns motius d'adaptació semblants, es pot interpretar la posició gairebé frontal de les òrbites oculars com a adquisició d'una visió de relleu, molt útil per a la marxa als terrenys muntanyencs. El camp de visió bilateral també es perdria per mor de l'absència de depredadors.

La reducció relativa de les banyes és tractada així mateix amb relació a la susdita absència de depredadors.

L'anàlisi de les característiques mastegadores tanca aquest estudi. S'interpreta la presència d'unes incisives de creixement continu com una adquisició que pot tenir sentit adaptatiu, en unes condicions d'aridesa (degudes a unes temperatures bastant baixes —ANDREWS⁴— o bastant elevades —FREUDENBERG²²—), a un animal de mida relativament petita, cosa que caldria considerar com una conseqüència secundària de la insularitat (gràcies al procés de nanisme). Altres característiques del complex masticatori són interpretades directament com a adaptacions per a una alimentació de plantes dures i abrasives. S'assenyala finalment el gran impacte que suposà sobre la vegetació del seu entorn l'adquisició d'aquest tipus de dentició, la qual s'ha fet servir per a explicar l'elevat nombre d'endemismes vegetals que existeixen a les muntanyes balears (DELVOSALLE i DUVIGNEAUD²⁰).

Així, doncs, podem cloure aquesta comunicació indicant les conclusions a on ens ha fet arribar el nostre estudi:

1. *Myotragus* Bate 1909 és un *Rupicaprini* del grup dels gorals estretament emparentat amb *Gallogoral* Guerin 1965, *Rupicapri* del Villafranchià del sud de França i del nord d'Itàlia.

2. L'entrada dels antecessors de *Myotragus* a les Gimnèsies va tenir lloc, amb tota seguretat, posteriorment al Pontjà, i molt possiblement devers la glaciació de Mindel.

3. L'evolució que va dur a *Myotragus* va comportar un procés de nanisme, unes adaptacions a una marxa de poca velocitat i molta potència, una marxa curta —«low gear»— (reducció dels metapodials, eixamplament relatiu dels ossos llargs de les cames, fusió dels tarsals distals amb l'*os canon* metatarsal), l'adquisició d'una visió gairebé frontal, i la minvada relativa de les banyes. L'adquisició d'unes incisives de creixement continu ens sembla que segurament es relaciona amb la mida, mentre que les altres característiques del complex masticatori es deuen més directament al caràcter àrid de la vegetació.

4. Totes aquestes característiques sembla que es deuen bàsicament a la manca de depredadors, la qual es pot interpretar com una conseqüència del procés de la insularitat (que comporta una altra taxa d'extinció i una escassa varietat d'hàbitats,

MAC ARTHUR i WILSON³⁰), enc que també hi inflüïren d'altres factors ecològics.

5. Es planteja la necessitat d'estudis ecològics i evolutius dels medis insulars, per mor que ofereixen unes condicions d'estudi avantatjoses per al mètode científic (amb la possibilitat d'observar fets repetitius, interpretar-los, construir models que els expliquin i comprovar críticament les prediccions que es facin), així com ofereixen unes característiques ecològiques i evolutives que els diferencien perfectament dels medis continentals.

AGRAÏMENT

La realització d'aquest treball no hauria estat possible sense la col·laboració de moltes persones. Vull fer constar ací el meu agraïment a les següents persones: Dr. J. NADAL (biòleg, Departament de Zoologia, Universitat de Barcelona) i Dr. J. F. VILLALTA (geòleg, Departament d'Estudis sobre el Quaternari del C.S.I.C., Barcelona), per la lectura crítica que han fet d'aquest treball. A Neus FARNES (geòloga, Barcelona), perquè m'ha permès utilitzar algunes mesures obtingudes per ella i encara no publicades; a Joan PONS (paleomastozoòleg, Grup Est, Ciutat de Mallorca) i a tots els companys del Speleo Club Mallorca, que en tot moment m'han facilitat l'estudi dels materials per ells trobats; a Lluís ROCA (espeleòleg, Ciutat de Mallorca), per la realització dels dibuixos que acompanyen aquest text; finalment a Xisqueta COMAS i a Bel RIPOLL (estudiants, Ciutat de Mallorca), per l'ajuda que m'han prestat per la redacció del present treball en català, i a Miquel TRIAS (espeleòleg, Ciutat de Mallorca) i Josep Maria LLOMPART (escriptor, Ciutat de Mallorca), per la revisió del mateix; i també a Carme CORNET, Clara GARCIA i Joana MAYOL (estudiants de Biologia, Barcelona), per la seva ajuda a la tasca mecanogràfica; i molt especialment a Mr. Robin A. AIRD (professor d'anglès de l'Escola Normal de Magisteri, Ciutat de Mallorca), pel «Summary and Conclusions» en anglès.

BIBLIOGRAFIA

1. ALCOVER, J. A. i ROCA, Ll. 1975. Noves aportacions al coneixement del gènere *Hypnomys* Bate 1918 i dels seus jaciments. *Speleon, Monografia 1*, 81-102. Barcelona.
2. ALEXANDER, Mc N. 1968. Animal mechanics. *Sidgwick and Jackson Ed.* London.
3. ADROVER, R. y ANGEL, B. 1968. El *Myotragus* de Ca'n Sion: primer esqueleto completo (no montado) del rupicáprido endémico de Baleares. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares* T. 12 pp. 107-110. Ciutat de Mallorca.
4. ANDREWS, C. W. 1915 a. A description of the skull and skeleton of a peculiarly modified rupicaprine antelope (*Myotragus balearicus* - Bate) with a notice of a new variety. *Myotragus balearicus - var. major*. *Phil. Trans. Roy. Soc.* London. vol. 206, serie B pp. 281-305. London.
5. ANDREWS, C. W. 1915b. A mounted skeleton of *Myotragus balearicus*. *Geol. Mag. N. S.* Dec. VI vol. 11 pp. London.
6. ANGEL, B. 1961. Hallazgo de *Myotragus* en las canteras de Génova (Mallorca). *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares* t. 7 pp. 89-94. Ciutat de Mallorca.

7. ANGEL, B. 1966. *Myotragus balearicus* Bate considerado como vertebrado mamífero troglófilo. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares* t. 12 pp. 35-38. Ciutat de Mallorca.
8. ARAMBOURG, G. 1962. Les faunes mammalogiques du Pleistocene circumméditerranéen. *Quaternaria*. vol. 6 pp. 97-109. Roma.
9. BATE, D. M. A. 1909. A new artiodactyle from Majorca. *Geol. Mag. N. S.* Dec. 5 vol. 6 pp. London.
10. BOEKSCHOTEN, G. J. and SONDAAR, P. Y. 1972. On the fossil Mammalia of Cyprus Konink. Nederl. Akad. van Wetenschappen. *Proceedings, series B*, vol. 75 n. 4 pp. 306-338. Amsterdam.
11. BOUE, Cl. 1970. Morphologie fonctionnelle des dents labiales chez les Rumiants. *Mammalia*, t. 34, fasc. 4, pp. 696-717. Paris.
12. COLOM, G. 1974. Sobre la extensió del Vindoboniense marino en Menorca y los sondeos de la «Deep Drilling Project». Sugerencias respecto a una nueva interpretación de la biogeografía balear. *Bol. Geol. Min.* t. 85-6, pp. 664-667. Madrid.
13. COLOM, G. 1975. Nuevas nociones generales sobre la evolución paleogeográfica y poblamiento del Archipiélago Balear desde el Eoceno al Cuaternario. *Revista Balear*. Números 38-39, pp. 7-24. Ciutat de Mallorca.
14. CRUSAFONT, M. 1966. Sobre el origen, evolución y relaciones del género *Myotragus*. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, t. 12 pp. 7-12. Ciutat de Mallorca.
15. CRUSAFONT, M. et ANGEL, B. 1966. Un *Myotragus* (Mammifere, Rumiante) dans le Villafranchien de l'île de Majorque: *Myotragus batei* nov. sp. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 206, pp. 2012-2014, Paris.
16. CUERDA, J. 1976. (En prensa). Los tiempos cuaternarios en las Baleares. *Edit. Excma. Diputació*. Ciutat de Mallorca.
17. DEHAUT, E. G. 1911. Animaux fossiles du Cap Figari. Matériaux pour servir à l'histoire zoologique des îles de Corse et de Sardaigne. Paris.
18. DEHAUT, E. G. 1920. Les antilopes rupicaprines pleistocènes des îles Baléares et de la Sardaigne. Contribución publicada a les «Contributions a l'étude de la vie vertebrée insulaire dans la région méditerranéenne occidentale et particulièrement en Sardaigne et en Corse». Edit. Paul Chevalier. Paris.
19. DESACHEAUX, C. 1961. Encéphales d'artiodactyles fossiles. Article del «*Traité de Paléontologie*», de J. Piveteau, t. 4, vol. 1, pp. 1805-1104. Paris.
20. DELVOSALLE, L. et DUVIGNEAUD, J. 1967. Compte rendu botanique des excursions. *Les Naturalistes Belges*, t. 48, n. 8, pp. 365-388.
21. DUVIGNEAUD, J. 1967. Majorque: aperçu géographique et botanique. *Les Naturalistes Belges*, t. 48, n. 8, pp. 347-365.
22. FREUDENBERG, W. 1914. Die Säugetiere des alteren Quartars von Mitteleuropa. *Geol. und Paleont. Abhand.* t. 12, pp. 455-670.
23. GAMBARYAN, P. P. 1972. How mammals run: anatomical adaptations. Traducció anglesa del «*Beg mlekopitayushchikh - Pisposobitelnye*». Jerusalem (1974).
24. GRAY, J. 1968. Animal locomotion. *Weidenfeld and Nicolson Ed.*, pp. 1-479. London.
25. GUERIN, C. 1965. *Gallogoral (n. g.) meneghinii* (Rutimeyer 1878) un rüpicaprino du villafranchien d'Europe occidentale. *Doc. Lab. Geol. Lyon Fac. Sc.*, t. 11, pp. 1-353. Lyon.
26. HOOIJER, D. A. 1949. Mammal evolution in the Quaternary of southern and eastern Asia. *Evolution*, t. 3, pp. 125-128.
27. KURTEN, B. 1968. Pleistocene mammals of Europe. *Weidenfeld and Nicolson Ed.*, pp. 1-317. London.
28. LEINDERS, J. J. M. and SONDAAR, P. Y. 1974. On functional fusions in footbones of Ungulates. *Z. Säugetierkunde*, 39, pp. 109-115. Hamburg i Berlin.
29. LESSERTISSEUR, J. et SABAN, R. 1967. Squelette apendiculaire in «*Traité de Zoologie*» de P. P. Grase, t. 16, fasc. 1 pp. Paris.
30. MAC ARTHUR, R. H. and WILSON, E. O. 1967. The theory of Island Biogeography *Monographs in population biology* 1, pp. 1-103. Princeton.

-
31. MERRILEES, D. 1971. Resemblances between the extinct «cave goat» (*Eutheria, Bovidae*) of the Balearic Islands and phalangeroid marsupials. *Helietite*, vol. 9, fasc. 3, pp. 51-60. Brodway.
 32. MOELLER, H. 1974. Nagezähne bei Eutheria und Metatheria. Ein Beitrag zur Kenntnis von Novergenlerscheinungen bei Säugern. *Säuget. Mitt. Bd. 22* Hf. 2, pp. 112-122. München.
 33. MUNTANER, A. 1956. Nota sobre un fémur de *Myotragus balearicus* hallado en los aluviones de Sancellas. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, t. 2, pp. 115-116. Ciutat de Mallorca.
 34. PETRONIO, C. 1970. Scheletri di mamiferi pleistocenici montati nell museo paleontologico dell'Universita di Roma dal 1960 al 1970. *Geologica Romana*, vol. 9, pp. 137-148. Roma.
 35. PONS, J. 1976. (En prensa). Contribuciones al conocimiento de la dentición del género *Myotragus*. *Endins*, n.º 3. Ciutat de Mallorca.
 36. SIMPSON, G. G. 1945. The principles of the classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 85, pp. 1-350. New York.
 37. SCHMIDT-NIELSEN, K. 1972. How animals work. *Cambridge University Press*. pp. 1-114. Cambridge.
 38. THALER, L. 1973. Nanisme et Gigantisme insulaires. *La Recherche*, n. 37, pp. 741-750. Paris.
 39. VALVERDE, J. A. 1967. Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres. *Pub. Est. Biol. Doñana*, 1, pp. 1-219.
 40. VAUFREY, R. 1929. Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. *Arch. Inst. Paleont. Hum., Mémoire 6*, pp. 1-220. Paris.
 41. VIRET, J. 1961. Artiodactyla. En «*Traité de Paléontologie*», de J. Piveteau, vol. 6, fasc. 1, pp. 887-1084. Paris.
 42. WALDREN, W. and KOPPER, J. S. 1968. *Myotragus balearicus*... Paleopathology and Paly-nological analysis of the soil of the deposit. *Deya Archeol. Mus.* n.º 5. Deià.