

El significado de *Myotragus batei* y *M. binigausensis* en la evolución del género *Myotragus* (Bovidae, Mammalia) en las islas Baleares

Salvador MOYÀ-SOLÀ, Meike KÖHLER, David M. ALBA y Joan PONS-MOYÀ

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Moyà-Solà, S., Köhler, M., Alba, D.M. y Pons-Moyà, J. 2007. El significado de *Myotragus. batei* y *M. binigausensis* en la evolución del género *Myotragus* (Bovidae, Mammalia) en las islas Baleares. In: Pons, G.X. i Vicens, D. (Edit.). Geomorfologia Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 14: 155-180. ISBN 84-96376-13-3. Palma de Mallorca.

En este artículo pretendemos discutir la hipótesis de Bover y Alcover (2000) que propone sinonimizar *M. batei* Crusafont y Angel (1966) de Mallorca con *M. binigausensis* Moyà-Solà y Pons-Moyà (1980) de Menorca. Esta hipótesis taxonómica está fundamentada en una re-diagnosi de *M. batei* y a su vez esta se sustenta en una hipótesis de homología dentaria propuesta por los mismos autores y que mantiene que las especies más recientes del género *Myotragus*, *M. kopperi*, *M. batei* y *M. balearicus* eran monofodontas. Por tanto, en primer lugar discutiremos esta última hipótesis, y analizaremos con detalle las homologías entre los dientes de la serie incisivo-canina de las diferentes especies del género *Myotragus* y los bóvidos actuales. En segundo lugar analizamos la nueva diagnosi de *M. batei* propuesta por estos autores y, finalmente, discutimos la propuesta de sinonimia. Concluimos que la hipótesis de homologar los dientes incisiviformes de los adultos de *Myotragus* a la dentición de leche es incorrecta, que la diagnosi propuesta por estos autores para *M. batei* también y por tanto la sinonimia propuesta no es considerada como válida. Se discuten las implicaciones taxonómicas y evolutivas del modelo que emerge de este estudio.

Palabras clave: *Myotragus batei*, *M. binigausensis*, evolución, homología.

EL SIGNIFICAT DE *Myotragus batei* I *M. binigausensis* EN L'EVOLUCIÓ DEL GÈNERE *Myotragus* (BOVIDAE, MAMMALIA) A LES ILLES BALEARS. En aquest article es discuteix sobre la hipòtesi de Bover i Alcover (2000) que proposen sinonimitzar *M. batei* Crusafont y Angel (1966) de Mallorca amb *M. binigausensis* Moyà-Solà & Pons-Moyà (1980) de Menorca. Aquesta hipòtesi taxonòmica està fonamentada en una re-diagnosi de *M. batei* i a la vegada aquesta se sustenta en una hipòtesi d'homologia dentària proposada pels mateixos autors i que manté que les espècies més recents del gènere *Myotragus*, *M. kopperi*, *M. batei* i *M. balearicus* eren monofodontes. Per tant, en primer lloc es discuteix sobre aquesta última hipòtesi, i s'analitza amb detall les homologies entre les dents de la sèrie incisiva-canina de les diferents espècies del gènere *Myotragus* i els bòvids actuals. En segon lloc, s'analitza la nova diagnosi de *M. batei* proposada per aquests autors i, finalment, es discuteix la proposta de sinonímia. Es conclou que la hipòtesi d'homologar les dents incisiviformes dels adults de *Myotragus* a la dentició de llet és incorrecta, que la diagnosi proposada per aquests autors per a *M. batei* també i per tant la sinonímia no és considerada vàlida. Se discuteixen les implicacions taxonòmiques i evolutives del model que emergeix d'aquest estudi.

Paraules clau: *Myotragus batei*, *M. binigausensis*, evolució, homologia.

THE SIGNIFICANCE OF *Myotragus batei* AND *M. bingausensis* ON THE EVOLUTION OF THE GENUS *Myotragus* (BOVIDAE, MAMMALIA) IN THE BALEARIC ISLANDS. The goal of this paper is to discuss the recently proposed synonymy between *M. batei* Crusafont & Angel (1966) and *M. binigausensis* Moyà-Solà & Pons-Moyà (1980), proposed by Bover & Alcover (2000). This hypothesis is based on a re-diagnosis of *M. batei* based on the recently proposed hypothesis of Bover & Alcover (1999, 2000) that suggest that the more recent species of *Myotragus*, *M. kopperi*, *M. batei* y *M. balearicus* are monofiodont and the incisiviform teeth of the adults of these species are the deciduous or primary teeth. To discuss adequately the synonymy, first we present a revision of the homologies of the adult incisiviform teeth of the endemic insular bovid of the Balearic islands *Myotragus* and recent bovids. The results of this analysis permit to clearly conclude that the hypothesis of homology proposed by Bover & Alcover (1999, 2000) is incorrect, fact that leads these authors to propose an inaccurate diagnosis of *M. batei*. Thus, the synonymy between *M. batei* and *M. binigausensis* is not admitted. The taxonomic and evolutive implications of this study are discussed.

Keywords: *Myotragus batei*, *M. binigausensis*, evolution, homology.

Salvador MOYÀ-SOLÀ, Meike KÖHLER i David M. ALBA, Institut de Paleontologia "Miquel Crusafont", Carrer Escola Industrial 23; 08201 Sabadell (Barcelona). E-mail: moyass@diba.es

Introduccion

En las ciencias de la vida, una taxonomía bien fundamentada es una condición necesaria, y obviamente previa, a cualquier tipo de análisis evolutivo o biogeográfico. En los últimos 25 años se han realizado grandes progresos en el conocimiento de la taxonomía y evolución del género *Myotragus*, un bóvido endémico del plio-Pleistoceno de Mallorca y Menorca (Crusafont y Angel, 1966; Pons-Moyà, 1977; Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1977; 1981; Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1980; 1982; 1986; Köhler y Moyà-Solà, 2004). La descripción de los diferentes estadios evolutivos de *Myotragus* entre el Plioceno y Pleistoceno entre los años 1966 y 1986, ha permitido que se propongan modelos taxonómicos, evolutivos y biogeográficos alternativos y que su discusión se haya también incrementado notablemente en los últimos años (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1980; Alcover *et al.*, 1981; Bover y Alcover, 2000; Quintana, 2000). En particular dos hipótesis paleogeográficas, mutuamente excluyentes,

se han propuesto para las faunas del plio-Pleistoceno de las Baleares. Unos autores mantienen que durante gran parte del Plioceno y del Pleistoceno inferior las islas de Menorca y Mallorca han estado aisladas, sin posibilidad de intercambios faunísticos (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1980; Alcover *et al.*, 1981). Estos autores fundamentaron su hipótesis en la interpretación taxonómica del material de *Myotragus* del yacimiento de Barranc de Binigaus (Menorca, Moyà Solà y Pons Moyà, 1980). El material existente permitía atribuirlo a una nueva especie, *Myotragus binigausensis* Moyà-Solà y Pons-Moyà (1980) que presentaba una combinación de caracteres desconocida en el filum de Mallorca.

Sin embargo, recientemente estos restos del Barranc de Binigaus (Menorca) han sido reanalizados por otros autores (Bover y Alcover, 2000) llegando a la conclusión de que son idénticos a la especie *M. batei* (Crusafont y Angel, 1966) de la isla de Mallorca. Por tanto proponen sinonimizar *M. binigausensis* con esta especie de la isla mayor.

La taxonomía del género *Myotragus* se ha fundamentado desde su descripción por Bate (1909), en los caracteres morfológicos y cuantitativos de la dentición. El esqueleto postcranial de las diferentes especies es relativamente homogéneo (Alcover et al., 1981; Moyà Solà y Pons Moyà, 1982), lo que ha derivado la atención de los taxónomos a la dentición que, por el contrario, muestra diferencias considerables entre los diferentes taxones a lo largo del tiempo.

Myotragus Bate (1909) es un rupicaprini (Caprinae, Bovidae, Mammalia) fósil, endémico del plio-Pleistoceno de las islas Baleares (Mallorca y Menorca). Su registro fósil es bien conocido (más de 120 localidades que cubren todo el plio-Pleistoceno) (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1979), aunque el registro está descompensado a favor de Mallorca. Durante el plio-Pleistoceno se ha documentado una sucesión de crono-especies, caracterizada por una reducción gradual, y en algunos casos perdida, de dientes (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982). Desde *M. peptonella* (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982) con la dentición completa (C0/1 I0/3 P3/3 M3/3) pero con la estructura esquelética típica de *Myotragus*, en particular con las extremidades, y sobre todo los metápodos (Mc y Mt) cortos. En las especies posteriores, *M. antiquus* (Pons-Moyà, 1977), *M. kopperi* (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1981), *M. batei* (Crusafont y Angel, 1966), *M. balearicus* (Bate, 1909) asistimos a una paulatina reducción de premolares, un incremento en la hipsodontia de los incisivos hasta llegar al crecimiento continuo en el I1, y la reducción de las demás piezas incisiformes, hasta adquirir la típica dentición de *M. balearicus*, caracterizada por un solo incisivo inferior de crecimiento continuo, dos premolares superiores y un único premolar inferior. Es importante resaltar que en la línea evolutiva de Mallorca la apari-

ción del crecimiento continuo en el I1 se produce antes de la desaparición del I3 e I2 así como del P2/ y P/3. Esta es la información clave que proporciona *M. batei* del yacimiento de Génova (Mallorca). Precisamente en la diacronía entre la reducción de premolares e incisivos y la aparición del carácter de crecimiento continuo por parte del I1 entre *M. batei* y *M. binigausensis*, se fundamenta la hipótesis que considera la línea evolutiva de *M. binigausensis* de Menorca como independiente de la de Mallorca (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1980).

La propuesta de Bover y Alcover (2000) de sinonimizar *M. binigausensis* con *M. batei*, no se fundamenta exclusivamente en el análisis morfológico de los restos fósiles de ambas especies, sino también en una reinterpretación de las homologías de los dientes de la serie incisivo-canina entre *Myotragus* y los bóvidos continentales (Bover y Alcover, 1999). En base a ella cambian la diagnosis de *M. batei* y en base a esta nueva definición concluyen que *M. binigausensis* y *M. batei* pertenecen a la misma especie. Al ser la hipótesis taxonómica absolutamente dependiente de una hipótesis previa de homología dentaria, vamos a iniciar la discusión de este problema con un análisis crítico de la hipótesis de homología propuesta por los anteriores autores.

Material y métodos

Para este trabajo se ha estudiado el material de *Myotragus* de los yacimientos siguientes: *M. antiquus* (Cap Ferrutx), *M. kopperi* (Pedrera de S'Onix, Nivell E Cova de Canet) *M. batei* (Genova), *Myotragus* sp. (Cap des Pinar), *M. balearicus* (Llenaire, Son Maiol, Muleta, Cova des Moro), todos ellos de Mallorca, y el material de *M. binigausensis* (Barranc de Binigaus) y de

Myotragus sp. de Sant Joan de Missa en Menorca. El material procede de tres colecciones: Colección Joan Pons, depositada en la Societat d'Història Natural de les Balears (Ciutat de Mallorca), del Institut de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, Barcelona) y colección J. Quintana (Ciutadella, Menorca).

Para las descripciones se han usado los convenios habituales. En particular como dentición primaria se hace referencia a la dentición de leche o decidua, y secundaria a la definitiva o adulta.

Abreviaturas. dI: diente incisiforme primario; dp: premolar primario; P-/ , premolar secundario superior; M/- molar secundario inferior.

Las homologías de los dientes de la serie incisiforme de *Myotragus*

Tradicionalmente el incisivo grande y de crecimiento continuo presente en los individuos adultos de *M. balearicus* ha sido considerado un I/1 (Andrews, 1915; Adrover y Angel, 1968; Moyà-Solà, 1979; Alcover *et al.*, 1983). Esta asignación ha llevado implícita la aceptación de que su origen se debe a la desaparición de las demás piezas incisiformes (Adrover y Cuerda, 1968; Moyà-Solà 1979, Alcover *et al.*, 1983). La única excepción a esta interpretación es Adrover y Cuerda (1968) que propusieron la hipótesis alternativa de una fusión entre el I/1 e I/2 como origen del gran incisivo de *M. balearicus*. Esta hipótesis fue descartada en trabajos posteriores debido a la falta de evidencias empíricas a su favor (Alcover *et al.*, 1983). En algunos casos infrecuentes un segundo (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1976; Waldren, 1962) o más excepcionalmente un tercer incisivo (Moyà-Solà, 1979) han sido descritos en *M. balearicus*.

Estas piezas dentarias han sido consideradas como I2, dI2, I3 o incluso caninos (ver Adrover y Cuerda, 1968).

Bover y Alcover (1999) han propuesto una hipótesis novedosa y radicalmente diferente a la actualmente aceptada. Según estos autores el gran incisivo de crecimiento continuo de *M. balearicus* no sería un I/1 de la dentición secundaria (definitiva), sino un dI/2 de la dentición primaria (decidua). Sugieren que *M. balearicus* era una forma monofiodonta en que los dientes incisiformes definitivos no llegaban a salir nunca. Bover y Alcover (1999) explican este fenómeno mediante el proceso heterocrónico de neotenia.

Esta hipótesis tiene como punto de partida la homologación de las piezas incisiformes de los ejemplares juveniles de *M. balearicus* (Bover y Alcover, 1999). Estos autores observan que el ejemplar MNM 39318 del yacimiento del Pleistoceno superior de Son Maiol (Establiments, Mallorca), que ontogenéticamente debe corresponder a un individuo recién nacido o incluso en las últimas fases de la vida fetal (los premolares primarios están incompletamente emergidos), posee dos dientes incisiformes. El primero grande, ancho y el segundo situado encima del anterior y de menor tamaño. Ambos poseen raíz y están incompletamente emergidos. En los ejemplares un poco más adultos de la misma especie, donde el M/1 ya ha emergido, (como en MNM 46501, 48059, 49203 y 49205, de los yacimientos de Cova Estreta y Cova des Moro, Mallorca), emerge un nuevo incisivo, que corresponde al gran incisivo de crecimiento continuo presente en los adultos de *M. balearicus*.

Bover y Alcover (1999) correctamente comentan que la interpretación clásica admitiría que el primer incisivo en aparecer sería atribuible a un dII, cuya existencia fue

postulada por autores anteriores (Andrews, 1915, Waldren, 1982), y que sería reemplazado por el I1 de la dentición secundaria. Sin embargo, estos autores afirman que esta interpretación es discutible por una serie de razones. En primer lugar porque ambos dientes se encuentran en alveolos diferentes; en segundo lugar, porque no hay reabsorción de la base de la raíz del dI1, y en tercer lugar, por la diferente localización de la base de ambos incisivos en el ejemplar MNCM 48059. Por estos motivos sugieren que lo observado en el desarrollo ontogenético de la serie incisiviforme de *M. balearicus* no es la substitución de un incisivo primario por otro secundario, sino "a horizontal displacement of a tooth by the corresponding neighbour" (Bover y Alcover, 1999).

Después de plantear estos argumentos, estos autores concluyen que el primer incisivo que aparece es el dI1, que el pequeño que emerge al mismo tiempo o poco después y encima del anterior debe ser homologado al dc y que el tercero, que emerge más tarde debe ser atribuido al dI2. Esta interpretación lleva a la conclusión que en *Myotragus* no hay dientes incisiviformes secundarios, por lo que estaríamos delante de un caso de monofodontia, ejemplo único entre los rumiantes (Bover y Alcover, 1999).

Antes de iniciar la discusión de esta hipótesis queremos constatar que, sea cual sea la hipótesis de homología correcta de los dientes incisiviformes de *M. balearicus*, parece ser que en esta especie se han alterado los ritmos de erupción relativa de los dientes incisiviformes. La simple observación de los momentos erupción de los incisivos en respecto a la dentición muestra que el incisivo de crecimiento continuo del adulto no sigue las pautas de erupción ni de un dI2 ni de un I1 de un bóvido continental estándar. En el primer caso erupcionaría demasia-

do tarde, ya que en los bóvidos lo hace coincidiendo con el nacimiento, mucho antes de la erupción del M/1, mientras que en el segundo caso lo haría demasiado temprano, con anterioridad a la erupción del M/2, que es cuando aparece en los bóvidos actuales. Este último hecho es usado por Bover y Alcover (1999) para apoyar su hipótesis, cuando en realidad no pueden descartar, de partida, la primera alternativa.

En primer lugar, consideramos que para homologar correctamente el único incisivo de los adultos de *M. balearicus* solamente disponemos de dos fuentes de información: por una parte disponemos de la secuencia ontogenética de erupción de los diferentes dientes de *Myotragus* y de la secuencia de acontecimientos evolutivos observable en el registro fósil. Por otra, disponemos de una información muy valiosa con el desarrollo ontogenético de la serie incisiviforme de los bóvidos actuales. Hay que usarla como marco de referencia para identificar las homología de la dentición de *Myotragus*. Admitir cualquier desviación del patrón observado en los bóvidos actuales ha de estar muy bien fundamentado por evidencias indiscutibles procedentes de la propia evolución de *Myotragus* y, por tanto procedentes del registro fósil.

Las homología a partir de la ontogenia de la serie incisiviforme en los bóvidos actuales

El conocimiento detallado que se tiene de la anatomía de los animales domésticos y de su ontogenia ha permitido conocer con precisión los tiempos y la secuencia de erupción de los dientes en los bóvidos. Son particularmente relevantes en este sentido los trabajos, ya clásicos, de Sisson y Grossman (1975). A partir de estos autores, sabemos

que entre el nacimiento y las dos semanas se produce la erupción de los incisivos primarios en una secuencia dI1, dI2, dI3 y dc. Al nacer los incisivos suelen ya exponer un cuarto o más de sus coronas, con lo que la erupción es un proceso casi simultáneo, con la excepción del canino que aparece unas dos semanas después (Sisson y Grossman, 1975). El desgaste diferencial que se observa en los incisivos primarios, sugiere un orden de erupción I1, I2, I3 (ver Sisson, 1975, fig. 29-11). La observación de mandíbulas de otros bóvidos neonatos actuales sugiere un patrón similar, ya que existe un ligero retraso relativo en la erupción de estas piezas cuando nos acercamos al dc (ver Bover y Alcover, 1999, fig. 9).

Con posterioridad y una vez formados los incisivos y caninos secundarios en sus criptas, estos inician su erupción con un orden determinado y un espaciado temporal mayor que en la serie primaria, siguiendo una secuencia I1, I2, I3, C. En *Bos*, por ejemplo, el proceso suele iniciarse entre 1.5 y 2 años y finaliza entre los 3.5 y los 4 años (Sisson y Grossman, 1975). Es interesante remarcar que las piezas secundarias emergen fuertemente inclinadas y giran en el alveolo asta adquirir su posición definitiva.

A partir de este modelo básico, estándar para todos los rumiantes y de hecho para todos los mamíferos, podemos intentar analizar críticamente las homologías propuestas por Bover y Alcover (1999) para la dentición incisiviforme de *M. balearicus*. Esta hipótesis tiene como punto de partida admitir que en el ejemplar de *M. balearicus* más joven de la muestra que han analizado (MNCM 39318) y que probablemente corresponde al final de la época fetal por homología con el momento de erupción de los incisivos primarios en rumiantes actuales (Bover y Alcover, 1999), de los únicos dos incisivos presentes, el inferior es atri-

buido al dI1, mientras que el que le sigue es atribuido al dc. Por su posición es perfectamente argumentable que la pieza incisiviforme inferior, por ser el primero que aparece, se atribuya al dI1. Sin embargo, lo que ya no es tan fácilmente argumentable es la atribución de la pieza superior y consecutiva a la anterior al dc. Tal vez esta atribución ha venido influenciada por la aparente similitud morfológica y posicional de este diente con la pieza incisiviforme más superior de la mandíbula tipo de *M. batei*, atribuida a un posible canino por Adrover y Cuerda (1968) (hipótesis aceptada por Bover y Alcover, 1999). Sea cual sea la razón que ha inducido a estos autores a realizar esta atribución, su interpretación no tiene en cuenta que la secuencia de erupción de la serie incisiviforme en rumiantes es, como hemos dicho antes, dI1, dI2, dI3 y posteriormente, con un lapso de varias semanas (Sisson y Grossman 1975), erupciona el dc1.

Lo que sí parece claro con la evidencia presentada por Bover y Alcover (1999) es que la dentición primaria de *M. balearicus* posee solo dos piezas incisiviformes, pero no tenemos ningún otro argumento para homologar estos dientes que su posición y su secuencia de erupción. Así, no parece lógico atribuir la inferior al dI1 y la que le sigue a un dc. Por homología con los bóvidos actuales deberíamos atribuir la inferior al dI1 y el superior al dI2, ya que este es el diente que sucede al dI1. Distinto hubiera sido el caso si dispusiéramos de un registro fósil muy completo que permitiese establecer, sin asomo de duda, que durante la evolución de *Myotragus* el dI2 y dI3 se reducen hasta desaparecer y el dI1 y dc se mantienen. Al no ser este el caso, no hay ninguna evidencia empírica que permita suponer que en *M. balearicus*, por algún motivo, después del dI1 emerge el dc, tal y como proponen Bover y Alcover (1999). Por tanto, la hipó-

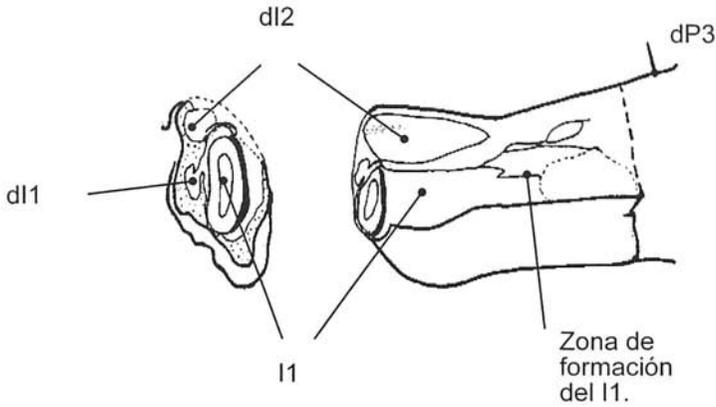


Fig. 1. Dibujo de la sínfisis mandibular de la mandíbula juvenil de *M. balearicus* del yacimiento de Son Mayol. Las diferentes roturas permiten observar con claridad el I1, los restos del alveolo del dI1 y el del dI2. Al mismo tiempo se observa la zona de formación del I1, situada muy por delante del dP3.

Fig. 1. The symphysis of the juvenile mandible of *M. balearicus* of the site of Son Mayol. The broken parts permit to observe the I1, vestiges of the alveolus of dI1 and the dI2. The formation area of the I1 is also observable.

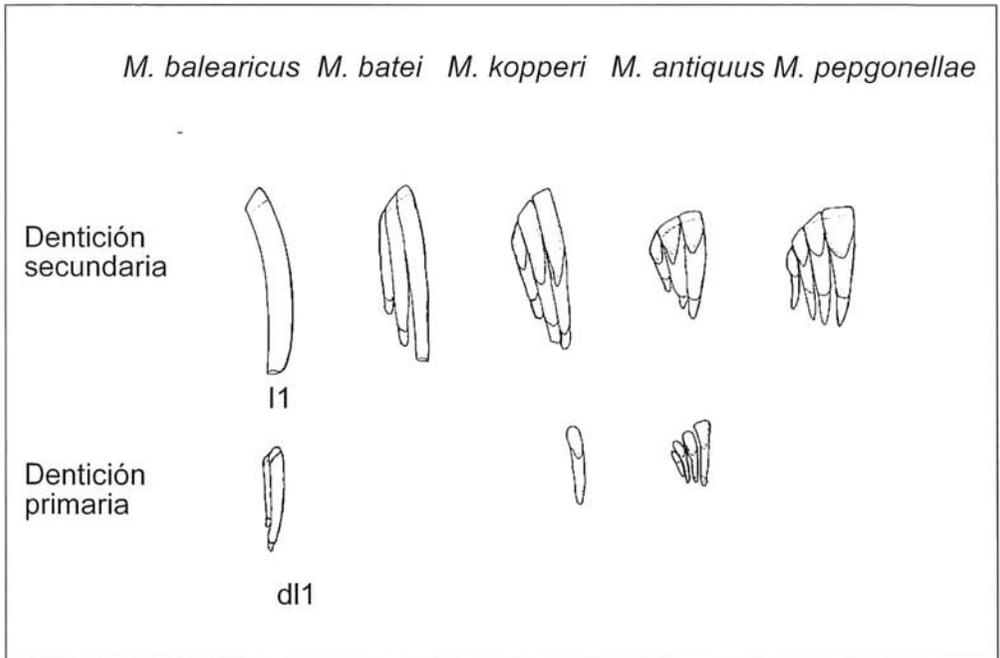


Fig. 2. Dibujo esquemático de la evolución de la dentición incisiviforme en el género *Myotragus*. Solamente están representados aquellos dientes de los cuales se tienen evidencias fósiles. (Más explicaciones en el texto).

Fig. 2. The evolution of the incisiviform dentition in the genus *Myotragus*. Only the teeth known by fossil evidence are represented (Text for more details).

tesis más razonable es admitir que en el ejemplar MNM 39318 de Cova Estreta los dos incisivos corresponden al dI1 y al dI2.

El segundo problema en la hipótesis de homología de Bover y Alcover (1999) es atribuir a un dI2 la siguiente (tercera) pieza incisiviforme que aparece durante la ontogenia de *M. balearicus*. A partir de un conjunto de mandíbulas de *M. balearicus* correspondientes a un estadio ontogenético posterior al de la mandíbula MNM 39318 (que corresponde a la erupción del M1), observan que, coincidiendo con la caída del diente que ellos atribuyen al dc, se inicia la erupción de una nueva pieza incisiviforme, de mucho mayor tamaño, que corresponde al diente de crecimiento continuo que caracteriza a los adultos de *M. balearicus*. Sin ningún argumento concreto y sin tener en cuenta la secuencia de erupción en los bóvidos actuales, atribuyen esta pieza al dI2 o segundo incisivo primario o de leche. Esta atribución va en contra de lo que sabemos del orden de aparición de estas piezas dentarias en los bóvidos, rumiantes i mamíferos en general. En los bóvidos actuales, el dI2 nunca aparece después de la erupción, y por supuesto después de la caída del dc.

El "mecanismo" propuesto por Bover y Alcover (1999) para explicar la observación empírica de que el dI1 es expulsado por el gran incisivo de crecimiento continuo no es la substitución de un incisivo primario por otro secundario, sino más bien "a horizontal displacement of a tooth by the corresponding neighbour" es completamente descocido en los rumiantes actuales y probablemente también en los mamíferos.

¿Qué criterios podemos usar para homologar el gran incisivo de crecimiento continuo de *M. balearicus*? Si por un momento, aun que sea solo a título de ejercicio, aceptásemos este punto de vista y considerásemos la pieza incisiviforme supe-

rior (la segunda en aparecer) como el dc, la nueva pieza que aparece después (la tercera en aparecer) solo podría ser interpretada como el I1 ya que no hay ninguna otra opción posible. Bajo el punto de vista de su propia hipótesis, este diente en ningún caso puede homologarse al dI2. En cualquier caso, como hemos comentado antes, con la información disponible solo podemos estar seguros de que el tercer incisivo que emerge durante la ontogenia de *M. balearicus* no es el dI1 o el dI2, por lo que solo puede atribuirse, al dI3, dc o al I1.

Para atribuir el tercer incisivo en aparecer durante la ontogenia en *M. balearicus* a una pieza primaria concreta existen otras dificultades añadidas. En primer lugar, en los bóvidos todas las piezas incisiviformes primarias han emergido ya durante la fase fetal final o en el momento del nacimiento, antes de que los premolares primarios inicien su desgaste y antes de que el M1 haya hecho su aparición (Sisson y Grossman, 1977). A partir de esta información, el gran incisivo de los adultos de *M. balearicus* no podría atribuirse a un diente primario, ya que emerge notablemente más tarde, al mismo tiempo que el M1, por lo que, en este caso, la única atribución posible de este diente sería a un I1. Sin embargo, esta atribución también presenta algunos problemas. En particular que la erupción del I1 se produciría muy tempranamente durante la ontogenia, simultáneamente a la erupción del M1, como ya hemos comentado antes. Si se acepta esta última hipótesis tendríamos que admitir que el I1 de *M. balearicus* ha acelerado su aparición, fenómeno heterocronico opuesto al de ontogenia. Estas cuestiones sobre heterocronía serán discutidas ampliamente más adelante.

Bover y Alcover (1999) han usado como argumentos para no homologar el tercer incisivo a un I1 tres hechos. Primero que

el dcl y el presunto I1 (según la hipótesis clásica) o dI2 (según su hipótesis) se encuentran en alveolos diferentes, segundo que no hay reabsorción de la base de la raíz del dI1 y tercero que la localización de la base de ambos incisivos es diferente en el ejemplar MNM 48059. Si bien estos argumentos podrían ser considerados en el caso de una serie incisiva estándar de un bóvido continental, su aplicabilidad al caso de *M. balearicus* ofrece ciertas dudas. Ni los incisivos primarios, ni el gran incisivo de crecimiento continuo de los adultos poseen la morfología habitual de sus homólogos de los bóvidos continentales. Los incisivos de *M. balearicus* se caracterizan por su gran hipsodontia y el de los adultos por su enorme tamaño y crecimiento continuo, llegando a ocupar todo el espacio disponible de la sínfisis mandibular (Fig. 2). Necesariamente, este hecho debe condicionar el proceso de generación y erupción de estos dientes. El enorme tamaño del incisivo definitivo condiciona que durante el proceso de erupción este no emerja por el alveolo del diente primario ya que su calibre es mucho más pequeño (seis veces menor, ver Bover y Alcover 1999, figura 5) que el necesario para dar salida al gran incisivo de crecimiento continuo. Por otra parte, no es exacto que la localización de la base de ambos incisivos sea muy diferente. Bover y Alcover (1999) comparan la posición de la base de la raíz de un dI1 a punto de ser expulsado por el siguiente incisivo, con la base de un incisivo a punto de emerger y de crecimiento continuo. No es pues sorprendente que sus raíces estén ubicadas en puntos diferentes.

A este respecto, Waldren (1982) estudió con cierto detalle la ontogenia de la dentición de *M. balearicus* a partir de los materiales encontrados en el yacimiento de Moleta (Sóller, Mallorca). A partir de las

radiografías publicadas por este autor (Waldren, 1982), puede constatar que el área de origen del dI1, situado justo por delante del dp3 es idéntico al del incisivo de crecimiento continuo. Por otra parte, en una mandíbula de un individuo infantil de *M. balearicus* con el M/1 recién emergido, procedente del yacimiento de Son Mayol (Establiments, Mallorca, Fig. 1), puede observarse con claridad como se inicia la erupción del gran incisivo de crecimiento continuo. Se observa como el área de generación del I1 se sitúa en el área de la sínfisis mandibular cercana al foramen mentoniano, y como el incisivo ocupa la práctica totalidad del espacio disponible en la sínfisis mandibular. Se observa también como el alveolo del dI1 es desplazado por la salida del I1 y como queda, en la parte superior el alveolo del dI2 (Fig.2).

La afirmación de Bover y Alcover (1999) de que no hay indicios de reabsorción en la raíz de los dI1 es inexacta. Estos mismos autores mencionan y figuran (Fig. 9) que muchos de los dI1 estudiados presentan la raíz abierta (ejemplares de Cova Estreta MNM 48165 y 48166), signo inequívoco de reabsorción. Hay que recordar que la reabsorción de la raíz es un proceso que no implica la desaparición de la raíz, sino simplemente la desaparición, en grados diferentes, de su extremo apical lo que se traduce en la apertura de la misma. Incluso la propia descripción que hacen de las relaciones que durante la ontogenia existen entre el incisivo adulto de *M. balearicus* y el dI1 son congruentes con las anteriores consideraciones. Bover y Alcover (1999) describen con detalle que cuando el incisivo adulto de *M. balearicus* erupciona, empuja sobre la raíz del dI1, y sugieren, muy acertadamente en nuestra opinión, que esta debe ser la causa de la concavidad presente en la zona postero-lingual de este diente. Final-

mente, el dI1 cae como consecuencia de la presión ejercida por el gran incisivo saliente (Bover y Alcover, 1999). Curiosamente, esta descripción corresponde, hasta en sus más pequeños detalles, a lo que ocurre cuando erupciona un incisivo secundario (de la dentición definitiva), pero nunca a lo que ocurre cuando emerge un dI2, que como es lógico, nunca tiene como consecuencia la caída del dI1. El mecanismo propuesto por Bover y Alcover (1999) para explicar que el desplazamiento y expulsión del dI1 por parte del dI2 es completamente desconocido en los rumiantes actuales. El único diente que provoca la caída del dI1 es el I1.

En su intento de establecer las homologías en la serie incisiva de *Myotragus* no han considerado las pautas de crecimiento de las especies actuales, base para proponer cualquier hipótesis de homología dentaria. El patrón de erupción en los bóvidos actuales contradice sus conclusiones y sugiere que los tres incisivos de *M. balearicus* deben ser atribuidos a un dI1, a un dI2 y a un I1. Al mismo tiempo queda establecido que en *M. balearicus* el dI3 y dC no llegan a salir y el I1 emerge muy tempranamente en la ontogenia, al mismo tiempo que el M/1 y no como en los demás bóvidos, coincidiendo con la erupción del M/2. De hecho estas son las únicas desviaciones del patrón general de los bóvidos actuales. En este punto es interesante remarcar que la reducción de la serie incisiviforme secundaria es más fuerte que la primaria. El I2, I3 y C secundarios no llegan a salir nunca, aunque los dos primeros tienen un precedente primario.

Las homologías a partir de la evolución de la serie incisiviforme en *Myotragus*. El registro fósil

Bover y Alcover (1999) trasladan su interpretación de la dentición de *M. balearicus* a las demás especies del género. Así, reinterpretan la dentición incisiviforme de *M. kopperi* proponiendo que las tres piezas incisiviformes que aparecen en el adulto (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1981) deben homologarse a, la mayor y más lingual a un dI2, y hacia mas labial a un dI3 y un dc. Estos autores también especulan que los ejemplares más juveniles deberían haber tenido un dI1 que perderían durante el crecimiento por el empuje del dI2.

M. batei es interpretado de manera análoga, con la única diferencia de que el primer incisivo, topográficamente hablando, es de crecimiento continuo como en *M. balearicus*. Según Bover y Alcover (1999) las especies más antiguas del género, *M. peponellae* y *M. antiquus*, poseerían dentición primaria y secundaria como cualquier bóvido actual.

La segunda fuente de información a la cual tenemos acceso para establecer correctamente las homologías de la dentición de *Myotragus* es el propio proceso evolutivo de *Myotragus*, y la posibilidad de constatar los cambios estructurales y morfológicos ocurridos a través del tiempo y su conservación en el registro fósil. Por fortuna el abundante registro del género *Myotragus*, especialmente en Mallorca, ha permitido conocer con bastante precisión las pautas de evolución de estos dientes.

Durante la evolución de la serie incisiviforme, desde las especies primitivas de *Myotragus*, el patrón seguido es el siguiente: *M. peponellae*, del Plioceno inferior posee 3 incisivos y un canino secundarios

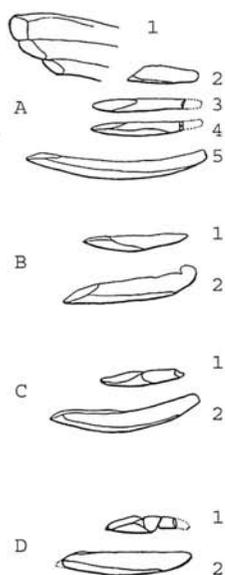


Fig. 3. Incisivos de la dentición primaria y secundaria de diferentes especies de *Myotragus*. A. *M. kopperi* de la localidad de Sa Pedrera de S'Ònix; 1. Serie I1, I2, I3 de un mismo individuo (Colección J. Pons 65.668), del cual en 5 se dibuja en toda su longitud el I3; 2. Incisivo definitivo muy desgastado; 3 y 4, incisivo de la dentición primaria en vista oclusal (Colección J. Pons 65.678) (3) y lateral (4), donde puede observarse la superficie oclusal sin desgaste y la relativamente larga raíz en relación a la longitud de la corona, que contrasta fuertemente con los incisivos definitivos. B. *M. aff. kopperi* de Canet E, 1, incisivo de la dentición primaria, 2, incisivo de la dentición secundaria. C. *M. antiquus* de la Cova des Fum, 1, incisivo de la dentición primaria, 2, incisivo de la dentición secundaria. D. *M. antiquus*, 1, incisivo de la dentición primaria, 2, incisivo de la dentición secundaria. **Fig. 3.** Incisives of the primary and secondary dentition of the different *Myotragus* species. A. *M. kopperi* from the locality of Sa Pedrera de s'Ònix, I. I1, I2 and I3 of a single individual (Collection J. Pons 65.668), that in 5 the complete length of the I3 is presented; 2. Definitive incisor with high wear; 3 and 4 incisive of the primary dentition in occlusal view (J. Pons collection 65.678) (3) and lateral (4), where the occlusal surface without wear and a long root are observable. B. *M. aff. kopperi* from Canet E, 1, Incisive of the primary dentition, 2, incisive of the secondary dentition. C. *M. antiquus* from Cova des Fum, 1, incisive of the primary dentition, 2, incisive of the secondary dentition. D. *M. antiquus* from Cap Ferrutx, 1, incisive of the primary dentition, 2, incisive of the secondary dentition.

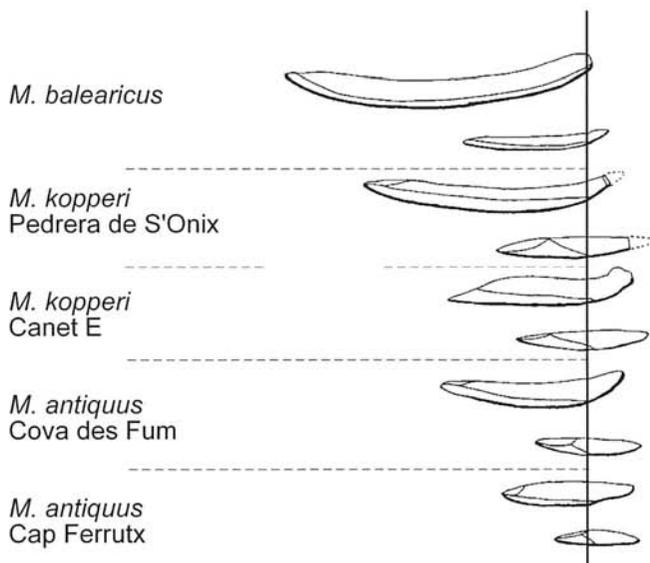


Fig. 4. Evolución de la hipsodontía de la serie incisiviforme de *Myotragus*. La línea vertical marca el punto en el que se acaba el esmalte de la corona y se inicia la raíz. Obsérvese la paulatina reducción de la raíz, tanto en los incisivos primarios (abajo) y los secundarios (arriba).

Fig. 4. The evolution of the hipsodonty of the incisiviform complex of *Myotragus*. The vertical line specifies the point where the finish the enamel and the root begin. Observe the root reduction on primary (bottom) and secondary (upper).

por hemimandíbula, con una hipsodontia similar a la del género *Capra* actual (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982). La dentición primaria no se conoce. La especie siguiente en el tiempo, *M. antiquus* (Pons-Moyà, 1977) se diferencia de la anterior, por la desaparición del canino y porque sus incisivos secundarios son todos más hipsodontos que en la especie precedente. La dentición primaria de esta especie es bien conocida y es completa (Ginés y Fiol, 1981; Bover y Alcover, 1999). La dentición de la especie que le sigue en el tiempo, *M. kopperi* (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1981) se caracteriza por una mayor hipsodontia de los tres incisivos con respecto a la especie precedente. En este punto consideramos necesario remarcar el hecho de que los tres incisivos presentes en los adultos, no han dejado de incrementar su hipsodontia durante toda la evolución de *Myotragus*. La siguiente especie es *M. batei* y presenta un conjunto de diferencias con la anterior, particularmente el I1 de crecimiento continuo, el I2 mantiene la hipsodontia y el I3 empieza a reducir su tamaño. Finalmente, en *M. balearicus* de I1 aumenta su tamaño y desaparecen I2 e I3 (Fig. 2).

Así, las tendencias evolutivas durante la evolución de la serie incisiviforme de *Myotragus* son: entre *M. peptonellae* y *M. balearicus* el aumento de hipsodontia y finalmente adquisición del crecimiento continuo del I1, hasta *M. batei* del I2 y hasta *M. kopperi* del I3 y la reducción a partir de *M. batei* del I2, y de *M. kopperi* del I3. Guiándonos por esta tendencia establecida a partir de los datos empíricos proporcionados por el registro fósil, es completamente razonable, como han hecho con anterioridad muchos autores (Andrews, 1915; Pons-Moyà, 1977; Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982; Alcover *et al.*, 1981), atribuir el dien-

te incisiviforme de crecimiento continuo de los adultos de *M. balearicus* al I1.

Considerando la interpretación propuesta por Bover y Alcover (1999) en la que se admite que *M. balearicus* es monofiodonto y que las especies más antiguas de *Myotragus* (*M. peptonellae* y *M. antiquus*) poseen dentición primaria y secundaria como cualquier otro bóvido continental (Ginés y Fiol, 1981; Bover y Alcover, 1999), teóricamente en algún momento de la evolución de *Myotragus*, la dentición secundaria fuertemente hipsodonta presente en los adultos de *M. antiquus* habría sido substituida por los dientes primarios, mucho menos hipsodontos y de menor tamaño que los definitivos. Si esto hubiera ocurrido, con un registro fósil tan completo como el que existe en Mallorca, este evento evolutivo debería haber quedado registrado como una alteración (de hecho regresión) en la tendencia al aumento de hipsodontia en la dentición incisiviforme de los individuos adultos, entre *M. antiquus* y *M. kopperi*.

Sin embargo, no hay ninguna evidencia empírica de que esto haya tenido lugar. Ello nos lleva a afirmar que la hipótesis de Bover y Alcover (1999) no es congruente con el registro fósil de la evolución de *Myotragus*. Bien al contrario, si existen evidencias de que durante la evolución de *Myotragus* se ha producido un incremento paulatino de la hipsodontia de las piezas incisiviformes primarias y secundarias. Esta constatación apoya, nuevamente, la hipótesis que el incisivo de crecimiento continuo de *M. balearicus* es el I1 y no el dI2.

La hipótesis de la monofiodonta en las especies recientes de *Myotragus* se fundamentada también en el estudio que Bover y Alcover (1999) hacen del material de *M. kopperi*, la primera especie teóricamente monofiodonta del phylum de *Myotragus*.

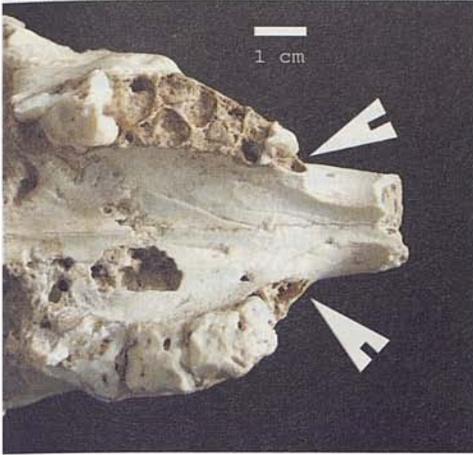


Fig. 5. Paladar de *M. batei* procedente del yacimiento de Génova. Corresponde a un individuo senil, atendiendo al fuerte desgaste del M3/. Las flechas señalan la posición de los alveolos de los P2/.

Fig. 5. *M. batei* palate from the site of Genova. It belongs to a senile individual, if we consider the very advanced wear of the M3/. The arrows indicates the position of the alveoli of both P2/.

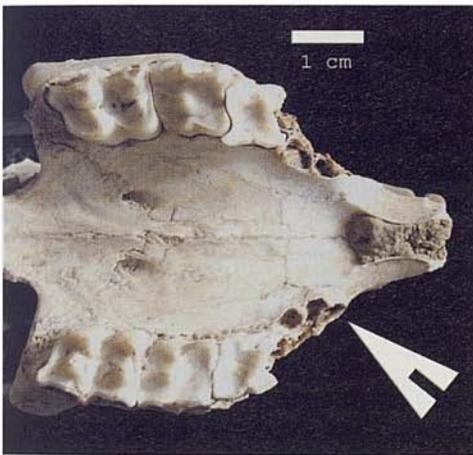


Fig. 6. Paladar de *M. batei* procedente del yacimiento de Génova. La serie molar se encuentra fuertemente desgastada evidenciando la avanzada edad del individuo. El margen alveolar de la serie premolar derecha se encuentra deteriorada, pero en la serie izquierda pueden observarse los alveolos del P4/, P3/ y P2/.

Fig. 6. *M. batei* palate from the site of Genova. It belongs also to a senile individual, if we consider the very advanced wear of the molars. The arrow indicates the position of the alveoli of the left P2/.

Estos autores afirman, correctamente, que *M. kopperi* ha sido encontrado en dos yacimientos de Mallorca, Sa Pedrera de S' Ònix (Manacor) (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1981) y Nivel E de La Cova de Canet (Esporles) (Pons-Moyà et al., 1980). Bover y Alcover (1999) aseguran que después de su revisión del material de Sa Pedrera de S' Ònix (sin mencionar el del nivel E de Sa Cova de Canet) no han encontrado dos tipos de dentición, como ocurre en el caso de *M. antiquus*. Interpretan este hecho como evidencia de que *M. kopperi* era monofiodonto y la dentición del adulto (la única existente según estos autores) es interpretada, de manera análoga a la de *M. balearicus*, como la primaria. En caso de ser esto cierto, esta presunta ausencia de dos tipos de dentición, en el yacimiento de Sa Pedrera de S' Ònix sería el mejor argumento del que disponen Bover y Alcover (1999) para demostrar su hipótesis de la monofiodontia mediante el registro fósil de *Myotragus*.

Existen algunos criterios que permiten distinguir los dientes primarios de los secundarios en los bóvidos. En particular el menor tamaño y las coronas relativamente pequeñas en relación a la raíz de los dientes primarios en comparación con los secundarios (Sisson y Grossman, 1975). Nosotros hemos estudiado no solamente todo el material existente de *M. kopperi* de Sa Pedrera de S' Ònix, sino también todo el material del nivel E de Sa Cova de Canet (colecciones Joan Pons y la del IPMC de Sabadell). En ambos yacimientos, todas las piezas incisivosiformes encontradas son más hipsodontas que las de *M. antiquus*, lo que hace, al menos teóricamente, difícil separar dientes primarios de algunos I3 muy desgastados. Sin embargo algunos ejemplares pequeños poseen una notable desproporción entre la longitud de la corona y de la raíz a favor de esta última, característica típica de los inci-

sivos primarios y que no encontramos en los incisivos secundarios, donde la raíz es proporcionalmente muy pequeña. Además, estos dientes a pesar de ser muy cortos no están desgastados. Esto permite afirmar que tanto en el material de *M. kopperi* de Sa Pedrera de S'Ònix como en el de Canet E hemos identificado la dentición primaria y secundaria (Fig. 3, 4). La existencia de dos tipos de dentición en *M. kopperi* es congruente con la existencia de una tendencia evolutiva en *Myotragus* al aumento de hiposodontia de los incisivos sin ningún tipo de regresión, como nuestra hipótesis admite.

En conclusión, tanto la evidencia proporcionada por la secuencia de erupción de la serie incisiviforme de los bóvidos actuales, como la evidencia procedente de las tendencias evolutivas observadas en el registro fósil, son congruentes entre sí y permiten descartar la hipótesis de homología propuesta por Bover y Alcover (1999). Por lo tanto la fórmula dentaria de *M. balearicus* queda establecida, como $dI0/2 \ dc0/0 \ dp2/2$ para la dentición primaria y $I \ 0/1 \ C \ 0/0 \ P \ 2/1 \ M3/3$ para la secundaria, como había propuesto Andrews (1915).

Los premolares anteriores de *M. batei*

Otro aspecto que ineludiblemente hay que discutir con anterioridad a entrar en la discusión de la sinonimia propuesta por Bover y Alcover (2000) entre *M. batei* y *M. binigausensis* es el de la homología de los pequeños premolares anteriores (superior e inferior) presentes en el holotipo de *M. batei*.

El holotipo de *M. batei*, un cráneo asociado a una de sus mandíbulas en magnífico estado de conservación (guardado en la colección del Colegio La Salle, Palma de

Mallorca y actualmente depositado en la Soc. Hist. Nat. Balears), presenta un conjunto de diferencias notables, tanto con *M. balearicus*, su descendiente, como con *M. kopperi*, su ancestro. Además de la presencia de tres incisivos, que después de la discusión anterior deben atribuirse a, de abajo a arriba, un I1 de crecimiento continuo, un I2 y un I3, posee tres premolares superiores y dos inferiores, con un P2/ y un P3 muy reducidos si los comparamos con los de *M. kopperi*. En la descripción original, estos dos dientes fueron identificados como el P2/ y el P3 respectivamente (Crusafont y Angel 1966), hipótesis ampliamente aceptada por autores posteriores (Pons-Moyà y Moyà-Solà, 1981; Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982; Alcover *et al.*, 1981). Sin embargo, recientemente, Bover y Alcover (1999; 2000) han propuesto una atribución diferente. Interpretan estos dientes como dp2/ y dp3 respectivamente. El único criterio que estos autores usan para tal atribución es la inmadurez del ejemplar tipo de *M. batei*.

Si bien es cierto que el holotipo de *M. batei* pertenece a un individuo joven, hay que señalar que el holotipo de *M. batei* no es un individuo infantil, sino solamente subadulto. En los bóvidos, el P2/ y el M3/ son los dientes yugales definitivos que erupcionan más tarde y lo hacen de manera más o menos simultánea (Sisson y Grossman, 1977). En el ejemplar tipo de *M. batei* el M3/ prácticamente había finalizado ya su proceso de erupción y además presentaba ya un ligero desgaste. En este estadio ontogenético, si como suponen Bover y Alcover (1999; 2000), estas piezas dentarias anteriores fuesen dp2/3 deberían, al menos, estar fuertemente desgastadas. Este es el criterio mínimo que estos autores deberían haber comprobado antes de proponer tal hipótesis. Sin este requisito, estos dientes no puede ser nunca considerados primarios. Sin embargo,

ambas piezas, superior e inferior no presentan ningún tipo de desgaste. Por lo tanto la única conclusión posible es que estos dientes estén recién emergidos, como ocurre con los M3/3, y se trataría de los premolares anteriores secundarios y no los de leche.

Esta interpretación viene confirmada también por la misma secuencia de erupción

en *Myotragus*. En *M. balearicus*, por ejemplo, dp2/ y dp/3 primarios caen en el estadio ontogenético 4 de Bover y Alcover (1999), mucho antes de la erupción del M3!. Por lo tanto, no es lógico atribuir los premolares anteriores de *M. batei* a los dientes primarios, cuando el M/3 ya presenta un ligero desgaste.

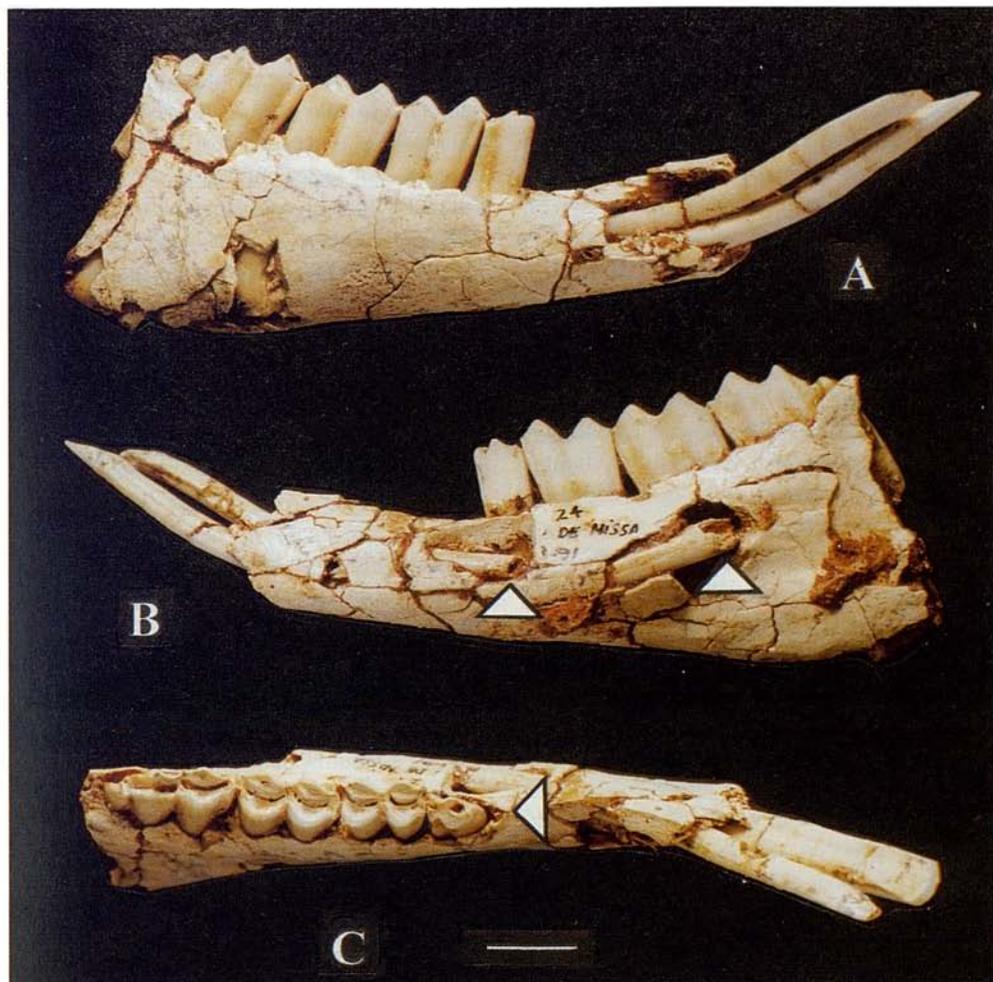


Fig. 7. Mandíbula de *Myotragus* sp. Del yacimiento de Sant Joan de Missa (Ciutadella de Menorca). Vista labial (A), lingual (B) y oclusal (C). Las marcas triangulares indican la parte posterior del I/1, del I/2 (B) y el pequeño alveolo para el P/3 (C).

Fig. 7. Mandible of *Myotragus* sp. from the site of Sant Joan de Missa (Menorca). Labial view (A), lingual view (B), and occlusal view (C). The triangular marks indicate the posterior part of the I/1, of I/2 (B) and the small alveolus for the P/3 (C).

Aparte de este importante hecho, la morfología de estos dientes nos ofrece otra pista interesante. Tanto en el premolar inferior como en el superior, su morfología es simplemente cónica, más ancha en la base que en el ápice, notablemente más reducidos que los premolares secundarios (P2/ y P/3) de *M. kopperi*. Este hecho es perfectamente lógico ya que, atendiendo a la tendencia a la reducción de estos premolares en *Myotragus* (Moyà-Sola y Pons-Moyà, 1982), *M. batei* es el descendiente de *M. kopperi*. Sin embargo, lo que ya no es tan lógico es que si estos dientes se atribuyen al dp2 y dp3, *M. batei*, como ancestro de *M. balearicus*, tenga premolares primarios anteriores más pequeños que los de su descendiente *M. balearicus*, cuando la tendencia evolutiva observada va, precisamente, en la dirección opuesta.

Otro argumento ha considerar a la hora de atribuir estos premolares a la dentición primaria o secundaria, es si estos dientes están o no presentes en individuos adultos o viejos. Aunque los autores anteriormente citados no hablan de la existencia de otros especímenes de *M. batei*, lo cierto es que se han publicado 3 cráneos más y una mandíbula procedentes de la misma localidad tipo, Pedrera de Génova (Adrover, 1967). Dos cráneos conservan los hocicos con parte de la dentición y en su defecto los alvéolos. Por fortuna, estos dos cráneos pertenecen a individuos totalmente adultos (M3 con fuerte desgaste), e incluso uno de ellos, atendiendo al avanzado desgaste del M3, podría atribuirse a un individuo senil (Fig. 5). En ambos cráneos se conservan perfectamente los alveolos de los P2/ (Fig. 5, 6). La edad avanzada de ambos individuos nos indica que bajo ninguna circunstancia estos dientes pueden ser atribuidos a dientes primarios. La mandíbula inferior sin embargo no posee P3. A este respecto hay que mencionar que

esta mandíbula es patológica, ya que presenta la sínfisis mandibular sin alvéolos (Adrover, 1967), factor que hace difícil dar alguna significación a la ausencia del P/3 en este ejemplar.

Estos hechos invalidan completamente la interpretación realizada por Bover y Alcover (1999; 2000) de los premolares anteriores de *M. batei*, y permiten seguir considerando estos como pertenecientes a la dentición secundaria, como han venido haciendo la mayoría de autores desde que Crusafont y Angel (1966) describieran esta especie. En este contexto, es interesante comentar que el espécimen atribuido a *M. batei* por Bover y Alcover (1999, fig 13), del yacimiento del Cap des Pinar y que no posee ni P/3 ni I3 no puede ser atribuida a *M. batei*. Probablemente se trataría de una forma entre *M. batei* y *M. balearicus*.

La sinonimia entre *M. batei* y *M. binigausensis*

Considerando los datos existentes en la actualidad sobre la ontogenia de la dentición de los bóvidos actuales y considerando la secuencia de cambios morfológicos ocurridos durante la propia evolución de *Myotragus*, ha podido establecerse una hipótesis de homología de la serie incisiforme y de los premolares anteriores de *Myotragus* que permite abordar la cuestión de la sinonimia entre *M. binigausensis* y *M. batei* propuesta de Bover y Alcover (2000).

La idea original de la atribución del material de Barranc de Binigaus a una especie diferente a las conocidas en Mallorca (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1980) se basaba en que la asociación de caracteres presentes en *M. binigausensis* no se correspondía con la de ninguna otra especie de *Myotragus*. La especie del Barranc de Binigaus (Menorca)

fue diagnosticada del modo siguiente: I/1 muy hipsodonto, sin llegar a ser de crecimiento continuo, I2 muy hipsodonto, ausencia de I3, P/3 y P2/. La originalidad de esta asociación de caracteres reside en el hecho de que en el filum de Mallorca la pérdida de P2/ y P/3 e I3 se produce con posterioridad a la adquisición del crecimiento continuo por parte del I1, al contrario de lo que se observa en *M. binigausensis* donde estos dientes ya faltan y el I1 posee todavía raíz.

Sin embargo, Bover y Alcover (2000), basándose en su hipótesis de homología de la serie incisiva, proponen una nueva interpretación de la dentición de *M. batei*, lo que, en su opinión conllevaría la necesidad de una revisión del significado taxonómico de *M. binigausensis*. De acuerdo con la interpretación de la dentición incisiviforme de estos autores, *M. batei* se caracterizaría por tener exclusivamente dos dientes incisiviformes en el estado adulto, que serían dI2 y dI3 ya que presuponen, (sin ningún material que lo confirme), que lo que ellos atribuyen al dc se perdería en el estadio adulto. También suponen que los ejemplares juveniles deberían tener un dI1 (aunque este nunca ha sido encontrado). Asimismo interpretan los premolares anteriores reducidos de *M. batei* como los deciduos. Finalmente, también ponen en duda que la raíz abierta, y por tanto el crecimiento continuo del I1 (que ellos atribuyen al dI2) sea un carácter permanente y que debía perderse en estadios ontogenéticos avanzados. Ningún ejemplar permite confirmar esta suposición.

Con esta re-interpretación de la dentición de *M. batei*, Bover y Alcover (2000) modifican la diagnosis original de esta especie y proponen la siguiente: se caracteriza por poseer exclusivamente dos incisiviformes en el estado adulto, dI2 y dI3. dI3 con raíz cerrada y dI2 con raíz abierta pero se sospecha que la raíz se cerraba en el estadio

adulto; presentan un dp/3 y un dp2/, sin P2/ ni P3/. Con esta nueva diagnosis es obvio que las diferencias entre *M. batei* y *M. binigausensis* se evaporan y por tanto, desde este punto de vista una sinonimia entre ambas parece una conclusión inevitable.

Sin embargo, como hemos demostrado anteriormente, en *M. batei* ni el I3 puede homologarse al dc, ni el P2/ al dp2/, ni el P/3 al dp/3 y por lo tanto no se perderán en un estadio ontogenético posterior como una consecuencia natural del desarrollo ontogenético. El único punto que podría incidir en los criterios taxonómicos es si el grado de regresión de estos dientes está tan avanzado que su presencia o ausencia deba ser considerado un carácter variable y, por tanto, si tiene valor diagnóstico. Este planteamiento es completamente distinto al propuesto por Bover y Alcover (1999; 2000) donde la ausencia en los adultos se acepta como un hecho solo porque es la consecuencia natural de su propia condición primaria. La única manera de comprobar esta cuestión es estudiar la variabilidad en la propia especie *M. batei*. Con el material de *M. batei* conocido de la localidad tipo de Génova, de tres cráneos existentes, y pertenecientes a edades ontogenéticas diferentes, los tres poseen P2/. De las dos mandíbulas inferiores existentes, una presenta P/3 y otra no, aunque esta última presenta algunas características patológicas (Adrover, 1967). En modo alguno estos datos permiten excluir de la diagnosis de *M. batei* a estos reducidos premolares anteriores y por tanto deben figurar en ella. Tampoco hay ninguna evidencia de que el I1 del holotipo de *M. batei* vaya a cerrar su raíz en estadios ontogenéticos adultos, como estos autores parecen adivinar. El holotipo de *M. batei* es prácticamente adulto y la raíz del I1 esta ampliamente abierta como en *M. balearicus* (Crusafont y Angel, 1966).

Por tanto, consideramos que a partir de las propuestas no se observan razones objetivas para modificar la diagnosis original de *M. batei*. Así pues, la sinonimia propuesta por Bover y Alcover (2000), fundamentada en la homologación de los dientes entre la dentición primaria y secundaria, con el material actualmente existente, no puede ser aceptada. Ello nos lleva a desestimar la sinonimia entre *M. binigausensis* con *M. batei*.

La mandíbula de Sant Joan de Missa (Menorca)

M. binigausensis es hasta ahora la única evidencia disponible de un filum de *Myotragus* independiente al de la isla de Mallorca (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1981). Sin embargo, un hallazgo realizado por Josep Quintana en base un material fuera del contexto (pared seca) en calcarenitas del Mioceno cerca de Sant Joan de Missa,

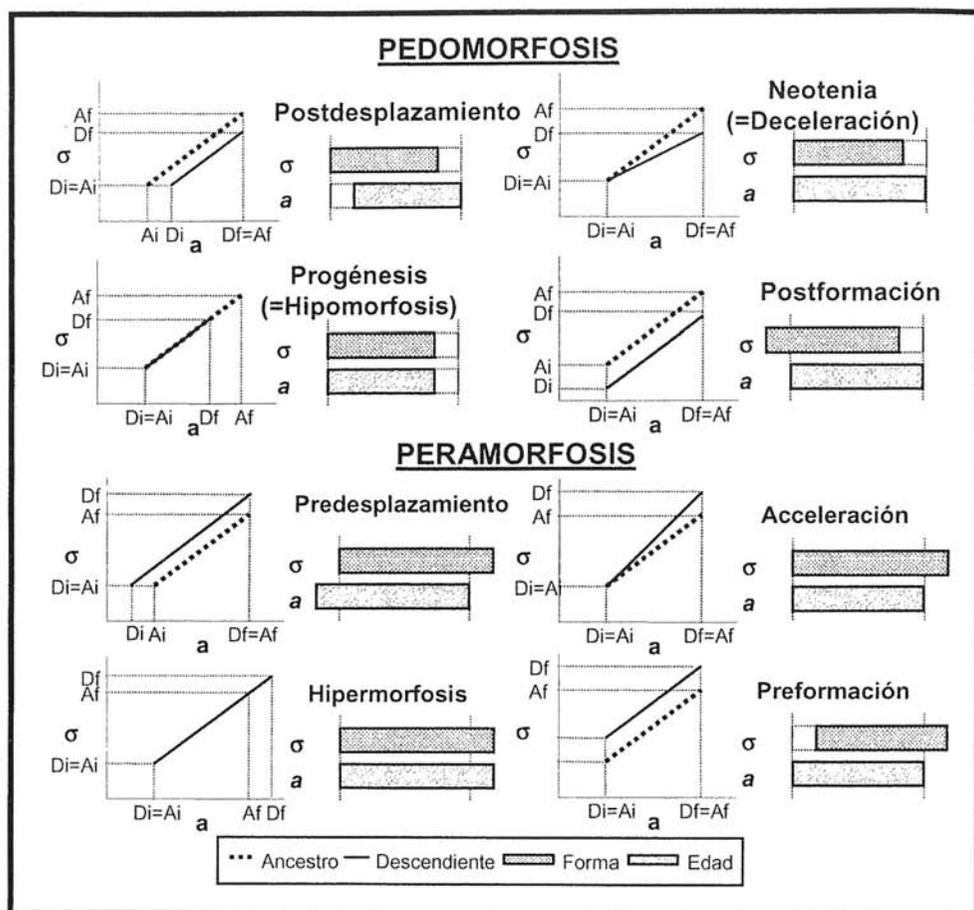


Fig. 8. Ocho tipos de heterocronía pura según Alba (2002). Leyenda: s=forma; S=tamaño; D=descendiente; A=ancestro; i=inicial; f=final.

Fig. 8. The eight basic types of heterochrony following Alba (2002). Legend: s=form; S=size; D=descent; A=ancestor; i=initial; f=final.

podría ayudar a comprender mejor este aspecto de la evolución del género *Myotragus*. El yacimiento proporcionó un escaso, pero interesante material de *Myotragus*. El ejemplar más interesante es una mandíbula inferior con dos incisivos, un diminuto alveolo para el P3, y la serie P4-M3 (Fig 7).

La mandíbula perteneció a un animal de edad subadulta, similar a la que tiene el holotipo de *M. batei*. Posee dos incisivos, I1 e I2, sin rastro de I3 ni de su alveolo. Los dos incisivos son excepcionalmente hipsodontos. El I1 alcanza la parte posterior del M2, casi con el límite con el M3, y el I2 la zona entre P4 y M1. En ambos dientes el esmalte, que habitualmente cubre la cara ínfero-labial del diente, llega hasta el límite más posterior del diente, sin ninguna traza de raíz y en su lugar hay una amplia abertura por la cual el diente supuestamente crecería. Esta morfología sugiere que

ambos incisivos son de crecimiento continuo, como ocurre con el I1 de *M. batei*. El I1 y el I2 son relativamente estrechos, similares a los de *M. batei* y *M. binigausensis*.

En *M. batei*, la radiografía de la mandíbula muestra que la raíz del I2 está cerrada (Moyà-Solà y Pons-Moyà, 1982). En formas más recientes, como el ejemplar de *M. balearicus* de Llenaire (Moyà-Solà, 1979) que aún conserva el I2 este posee una raíz y además es mucho más corto. En el ejemplar de *M. aff. balearicus* primitivo de Cap des Pinar (que Alcover et al., 1999, atribuyen a *M. batei*) el tamaño del I2, más reducido que en *M. batei* sugiere que tampoco era de crecimiento continuo. Por tanto en todas las especies de Mallorca, el I2 cerraba tempranamente la raíz, hecho que confirma la excepcionalidad del espécimen de SJM.

Los dos incisivos de *M. binigausensis* poseen raíces y los incisivos son extremadamente hipsodontos (Moyà-Solà y Pons-

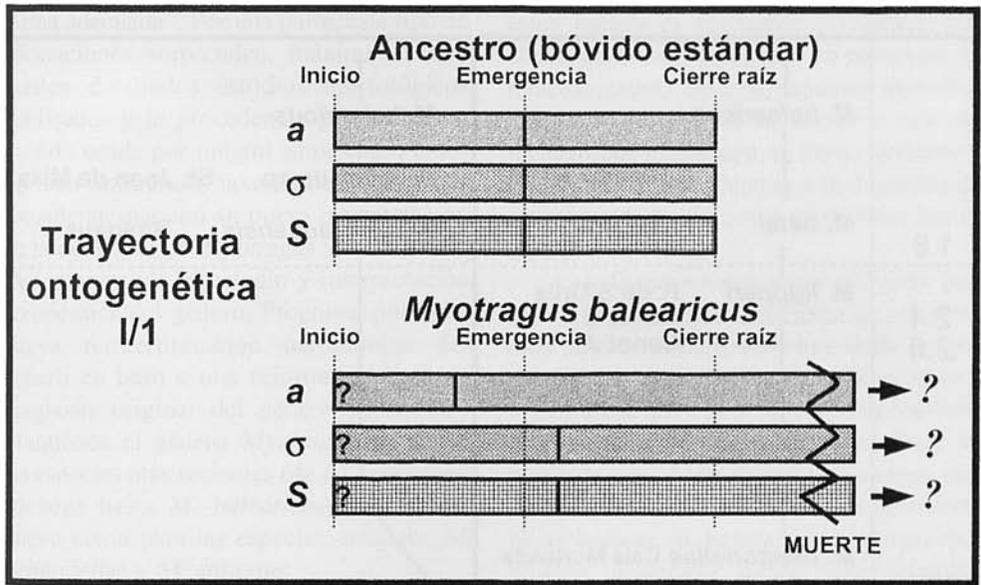


Fig. 9. Heterocronía dental en *Myotragus* por lo que respecta al incisivo de crecimiento continuo. Leyenda: a: edad; s=forma; S=tamaño.

Fig. 9. I1 heterochrony in *Myotragus*. Legend: a=age; s=form; S=size.

nueva forma que permita confirmar esta hipótesis.

Implicaciones taxonómicas y evolutivas

Taxonomía del género *Myotragus*

Recientemente los mismos autores fundamentándose nuevamente en su hipótesis de homología dentaria, proponen una reorganización taxonómica del género *Myotragus*. Consideran que, desde la creación del género por Bate (1909), las incorporaciones de nuevas especies al género *Myotragus* se han hecho básicamente en función de la procedencia geográfica de los materiales y no en base al análisis de sus caracteres morfológicos. Bover y Alcover (2001) "consideran obvio que la inclusión de nuevas especies en el género derivaba en una ampliación de su contenido, cosa que nunca ha sido presentada ni contrastada de forma adecuada". Por una parte, este tipo de afirmaciones sorprenden, máxime cuando existen detallados estudios morfológicos publicados y la procedencia geográfica no ha sido usada por ningún autor como criterio con influencia taxonómica. Por otra, consideran que con su nueva interpretación de la dentición de *Myotragus* se abren nuevas perspectivas al estudio y interpretación taxonómica del género. Proponen pues una nueva reinterpretación taxonómica del género en base a una reformulación de la diagnosis original del género *Myotragus*. Mantienen el género *Myotragus* solo para las especies más recientes (de *M. kopperi* en adelante hasta *M. balearicus*) y crean un nuevo taxon para las especies antiguas, *M. peptonellae* y *M. antiqus*.

Aunque este nuevo género no ha sido todavía propuesto formalmente, parece obvio que si consideramos discutible la

nueva hipótesis de homología dentaria propuesta por estos autores, consideremos que con la información de que disponemos en la actualidad la subdivisión en dos géneros del Philum de *Myotragus* no sea una necesidad que ayude a describir la evolución de este taxón y que la inclusión en *Myotragus* de todas las especies conocidas es la opción más razonable.

Heterocronía y evolución en *Myotragus*

Bover y Alcover (1999) interpretan que todos los cambios en el campo de crecimiento de la serie incisiviforme (monofiodoncia, incisivo de crecimiento continuo, y forma del dentario) reflejan un mismo proceso de neotenia en *Myotragus*. Ciertamente, no hay duda de que el progresivo incremento de la hipsodoncia del incisivo durante la evolución de *Myotragus*, que culmina en la pérdida del cierre de la raíz, es un ejemplo de evolución heterocronica; sin embargo, la interpretación que hacen de estos hechos es discutible y requiere una clarificación más detallada. En particular, la relación causal entre la supuesta monofiodoncia y el hecho de no cerrar la raíz del incisivo que establecen es, como veremos a continuación, muy dudosa, y la diagnosis de este segundo hecho como un carácter neoténico es discutible.

Las disquisiciones terminológicas han sido siempre el gran problema de los estudios heterocronicos, y no hay duda de que no se debería dar a tales discusiones mayor importancia que a la descripción de los cambios acaecidos y su interpretación desde un punto de vista adaptativo. Sin embargo, una taxonomía de las modificaciones heterocronicas básicas (o heterocronías puras) que pueden producirse resulta imprescindible para saber de qué estamos hablando. La heterocronía es el fenómeno de evolución morfológica debido a la selección sobre

variabilidad resultante de cambios en la temporización del desarrollo, resultando así en la producción de paralelismos entre ontogenia y filogenia (véanse revisiones en Gould, 1977; McKinney y McNamara, 1991; Klingenberg, 1998; Alba, 2002). Estos paralelismos pueden ser de tipo pedomórfico (juvenilización) o peramórfico (sobredesarrollo) (Alberch *et al.*, 1979). Según Alba (2002), sobre la base de la morfogénesis y a la maduración, y realizando una doble estandarización de las trayectorias ontogenéticas (al principio y al final de las mismas), podemos definir hasta ocho tipos distintos de heterocronía pura (Fig. 8): progénesis o hipomorfosis (aceleración de la maduración, es decir, avance del final de la trayectoria ontogenética), postdesplazamiento (retraso del inicio de la trayectoria ontogenética), neotenia o deceleración (retraso de la morfogénesis), y postformación (retraso de la forma al inicio de la trayectoria ontogenética), conduciendo a pedomorfosis; y sus opuestos, hiper morfosis (retraso de la maduración), predesplazamiento (aceleración del inicio de la trayectoria ontogenética), aceleración (aceleración de la morfogénesis) y preformación (aceleración de la forma al inicio de la trayectoria ontogenética), conduciendo a peramorfosis.

La adquisición de una supuesta monofiodoncia en *Myotragus* implicaría que la dentición definitiva no llega a formarse ni a emerger, y que por lo tanto la dentición primaria (decidua) se retiene en el estadio adulto. Esto es obviamente un hecho pedomórfico, puesto que la condición adulta del descendiente recuerda la condición infantil o juvenil ancestral. En este sentido, la apreciación de Bover y Alcover (1999) es parcialmente correcta, incluso si no aceptamos su hipótesis de monofiodoncia, puesto que es indiscutible que a lo largo de la evolución de *Myotragus* se van perdiendo diversos

dientes, tanto primarios como secundarios (según nuestra interpretación, dI3, dC1, I2, I3 y C). Otra cosa distinta es que el fenómeno pueda calificarse como neotenia. De los ocho tipos puros de heterocronía que hemos visto, la neotenia hace referencia a un decremento en las tasas de desarrollo, es decir, de la velocidad de cambio de forma (e.g. Gould, 1977; Alberch *et al.*, 1979; Godfrey y Sutherland, 1996). Dicho en pocas palabras, la neotenia es “pedomorfosis mediante desarrollo lento” (Godfrey y Sutherland, 1996, p. 22). En el caso de la pérdida evolutiva de dientes, sean primarios o secundarios, ni tan sólo tiene sentido hablar de tasa de desarrollo, puesto que la estructura no llega ni a formarse. Podemos entender el desarrollo de un diente como comprendido a lo largo de dos intervalos ontogenéticos, marcados por tres eventos de la maduración: 1) inicio de la formación del diente; 2) emergencia del diente; 3) cierre de la raíz del diente. En tal caso, vemos que lo que se produce en el caso de la pérdida de un diente es un postdesplazamiento del estadio de desarrollo inicial (y de los posteriores), que se ven pospuestos indefinidamente (es decir, retrasados más allá de la muerte del individuo), con lo que la pedomorfosis resultante es extrema.

Bover y Alcover (1999) argumentan que “la evolución de la dentición de *Myotragus* en el hecho de retener un incisivo primario con una raíz abierta en el estadio adulto es un claro caso de neotenia”. Estos autores concluyen que “los mismos procesos de neotenia que han llevado a la adquisición de la monofiodoncia podrían haber ayudado a posponer el cierre de las raíces en los dientes primarios, y así conducir a una hipsodoncia incrementada para los incisivos” (op. cit.). Como hemos visto, la retención de un incisivo primario en el estadio adulto no sería un caso de neotenia (con-

tra Bover y Alcover, 1999), pero al menos sí de pedomorfosis, es decir, de juvenilización. Sin embargo, ni tan sólo esto es cierto para la adquisición de un incisivo de crecimiento continuo, puesto que el cierre de la raíz no constituye, como en el caso anterior, el inicio de la trayectoria ontogenética del diente, sino más bien el final de la misma. Además, la interpretación de la adquisición evolutiva de un incisivo de crecimiento continuo en *Myotragus* desde una perspectiva heterocrónica debería ser la misma independientemente de que este diente se considere homólogo con un I1 (como creemos) o con un dI2 (como consideran Bover y Alcover, 1999). Este hecho no puede considerarse pedomórfico simplemente porque la condición abierta de la raíz recuerde los estadios infantiles del ancestro. Antes bien al contrario, lo que ocurre es que el evento ontogenético final (el cierre de la raíz) se ve pospuesto de forma infinita en el tiempo (de nuevo, va más allá de la muerte del individuo, al menos en *M. balearicus*), con lo que el diente dispone de más tiempo para crecer y desarrollarse. Este cambio debe considerarse un caso de hiper morfosis, que conduce, como es obvio, a un sobredesarrollo del diente (peramorfosis), unido en este caso a un tamaño mayor (gigantismo).

Esto puede verse si nos fijamos en los cambios morfogenéticos que experimenta un incisivo a lo largo de su desarrollo. La forma de un diente puede aproximarse mediante algún tipo de variable adimensional, como por ejemplo un índice de hipsodancia $H=h \cdot w$, donde h es la altura del diente y w la anchura. Claramente, h incrementa a lo largo de una gran parte de la trayectoria ontogenética del incisivo sin cambios significativos en w hasta que se cierra la raíz. Esto es menos evidente de lo que podría ser debido al desgaste dental durante la ontogenia, pero el desgaste no es un proceso mor-

fogenético. En otras palabras, h incrementa con alometría positiva respecto de w , de manera que deberíamos esperar que un incisivo juvenilizado fuese más corto con relación a la anchura, es decir, menos hipsodonto. Sin embargo, justo lo contrario puede encontrarse en *Myotragus*: al cerrarse más tarde la raíz, o incluso no cerrarse, el incisivo dispone de un mayor tiempo para crecer y desarrollarse, con lo que el incisivo de crecimiento continuo se vuelve extremadamente hipsodonto. En otras palabras, el incisivo de crecimiento continuo de *Myotragus* no está juvenilizado (no es pedomórfico), sino sobredesarrollado (es peramórfico), y por lo tanto no puede atribuirse a neotenia, no importa como ésta se defina. La interpretación de Bover y Alcover (1999) puede tal vez, atribuirse a la confusión entre un evento ontogenético (el cierre de la raíz) con una forma (la hipsodancia). Gould (1977) distinguió tres aspectos distintos del desarrollo (los llamados procesos ontogenéticos fundamentales): el desarrollo en sentido estricto o morfogénesis; el crecimiento; y la maduración. Mientras que la morfogénesis representa el cambio de forma y el crecimiento el cambio de tamaño, la maduración representa el paso del tiempo ontogenético (medido mediante la edad a la que se producen los distintos eventos del desarrollo). En este sentido, la adquisición de un incisivo de crecimiento continuo implica un retraso ontogenético, pero no en el cambio de forma (morfogénesis), sino en la temporización de los eventos ontogenéticos (maduración), y por lo tanto conduce a peramorfosis en lugar de pedomorfosis.

Este retraso de la maduración del incisivo de crecimiento continuo en *Myotragus* no afecta por igual a toda su trayectoria ontogenética, lo cual queda bien patente si nos fijamos en el evento ontogenético intermedio antes mencionado, esto es, la emer-

gencia del diente. Desconocemos si en *Myotragus* el incisivo de crecimiento continuo (que nosotros consideramos I1) se empieza a formar a la misma edad que en su ancestro (supuestamente, equivalente a un bóvido estándar) o no. Sin embargo, la emergencia se produce antes en el tiempo, coincidiendo con el M1 en lugar de con el M2, como sería de esperar en un bóvido convencional. Esto constituye un fenómeno de progénesis, que en principio habría de conducir a pedomorfosis. Lo que ocurre es que, cuando emerge, este diente no está menos desarrollado que en el ancestro (más bien al contrario), lo cual indica que simultáneamente se ha producido un fenómeno de aceleración, que compensa e incluso invierte la pedomorfosis que sería de esperar debido a esta aceleración de la emergencia. En otras palabras, el incisivo de crecimiento continuo de *Myotragus* está sobredesarrollado también debido a un incremento en la tasa de cambio de forma que afecta, como mínimo, a la porción de tiempo ontogenético comprendida hasta la emergencia de dicho diente. Como vemos, este fenómeno heterocrónico es precisamente el opuesto a la neotenia, y de hecho la mencionada progénesis (aceleración de la emergencia) podría interpretarse como un efecto colateral del gigantismo que acompañó a la aceleración e hiper morfosis respecto el cierre de la raíz en el incisivo de *Myotragus*, que habría conllevado notables constricciones de espacio, y que también explicaría la no emergencia de dI3 y dC1, según nuestra interpretación. Podemos ver un resumen de la heterocronía dental en *Myotragus* en la Fig. 9.

En resumen, el principal cambio de temporización que permitió la adquisición de un incisivo de crecimiento continuo fue un cambio relacionado con la duración de la trayectoria ontogenética (retraso de la

maduración), lo que explica el progresivo incremento de hispodoncia hasta el extremo de acaecer antes la muerte, y no un cambio en la tasa de desarrollo (retraso de la morfogénesis), que en caso de haberse producido habría sido precisamente contrario al postulado por Bover y Alcover (1999), es decir, aceleración en lugar de neotenia. Efectivamente, durante la evolución del I1 de *Myotragus*, el evento ontogenético final (el cierre de la raíz) fue progresivamente pospuesto, lo que explica el progresivo incremento de hispodoncia, hasta el extremo de que en *M. balearicus* (y quizás incluso en *M. batei*) la muerte acaecía antes de que tal evento ontogenético final llegase a producirse.

Conclusiones

En este trabajo hemos revisado la propuesta realizada por Bover y Alcover (2000) de sinonimizar *M. batei* y *M. binigausensis*. Al estar esta hipótesis taxonómica fundamentada en una re-diagnóstico de *M. batei* y a su vez esta se sustenta en una hipótesis de homología dentaria propuesta por los mismos autores (Bover y Alcover, 1999) que mantiene que las especies más recientes del género *Myotragus*, *M. kopperi*, *M. batei* y *M. balearicus* eran monofiodontas, en primer lugar hemos revisado esta propuesta.

Analizadas con detalle las homologías entre los dientes de la serie incisivo-canina de las diferentes especies del género *Myotragus* y los bóvidos actuales y las evidencias de los cambios filéticos acaecidos durante la evolución del género, tal y como se observa en el registro fósil, llegamos a la conclusión que al contrario de lo que proponen los autores antes mencionados, el género *Myotragus* es difiodonto y la dentición de los adultos no es la primaria. Por este moti-

vo la nueva diagnosis de *M. batei* propuesta por estos autores no se acepta lo cual conduce a rechazar la sinonimia propuesta entre *M. batei* y *M. binigausensis*. Se discuten las implicaciones taxonómicas y evolutivas del modelo que emerge de este estudio.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco del proyecto MCYT project BTE 2001 - 1076. Durante la finalización de este trabajo ha fallecido uno de los autores, Joan Pons-Moyà. El resto de los autores quieren aprovechar este apartado para rendir un sentido homenaje a un paleontólogo vocacional, cuya aportación ha representado un punto y aparte al conocimiento de los vertebrados fósiles de las Baleares.

Bibliografía

Adrover, R. 1967. Estudio comparativo de los restos craneanos de *Myotragus* procedentes de la sima de Génova (Palma de Mallorca). *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 13: 99-116.

Alba, D.M. 2002. Shape and stage in heterochronic models. In: N. Minugh-Purvis & K.J. McNamara (Ed.) *Human Evolution through Developmental Change*, pp. 28-50. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F. y Wake, D. B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296-317.

Alcover, J. A., Moyà-Solà, S. y Pons-Moyà, J. 1981. Les quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Plio-pleistocè de les Balears i Pitiussos. Editorial Moll. Palma de Mallorca: 1-260

Andrews, Ch. 1915. A description of the skull and skeleton of a peculiar modified rupicaprine antelope (*Myotragus balearicus* Bate) with a notice on a new variety, *Myotragus*

balearicus var. *major*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 206: 281-305.

Bate, D. 1909. A new artiodactyle from Majorca. *Geol Mag. N.S.*5,6: 385-388.

Bover, P. y Alcover, J. A. 1999. The evolution and ontogeny of the dentition of *Myotragus balearicus* Bate, 1909 (Artiodactyla, Caprinae): evidence from new fossil data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 401-428.

Bover, P. y Alcover, J. A. 2000. La identitat taxonòmica de *Myotragus binigausensis* Moyà-Solà i Pons-Moyà 1980. *Endins*, 23: 83 - 88.

Bover, P. y Alcover, J. A. 2000. Extreme insular evolution in *Myotragus balearicus* Bate 1909 (Artiodactyla, Caprinae). *Tropics* 10, (1): 189-201.

Bover, P. y Alcover, J. A. 2001. Una nova proposta taxonòmica per els caprins insulars de les Gimnèsies. *III Jor. Med. Amb. Illes Balears*, 94.

Crusafont, M. y Angel, B. 1966. Un *Myotragus* (Mammifere, Ruminant) dans le Villafranchien de l'île de Majorque: *Myotragus batei* nov. sp. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 206: 2012-2014.

Cuerda, J. 1975. *Los tiempos cuaternarios en las Baleares*. Ed. Inst. Est. Baleares, 304 pp. Ciutat de Mallorca.

Ginés, A. y Fiol, Ll. A. 1981. Estratigrafia del yacimiento de la Cova des Fum (Sant Llorenç, Mallorca). *Endins*, 8: 25-42.

Godfrey, L. R. y Sutherland, M. R. 1996. The paradox of peramorphic paedomorphosis: Heterochrony and human evolution. *Am. J. Phys. Anthropol*, 99: 17-42.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Ed. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.*, 73: 79-123.

Köhler, M. y Moyà-Solà, S. 2004. Size reduction of the brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*: parallel patterns under insularity and domestication, and the role of predation in the evolution of

- the central nervous system. *Brain, Behaviour and Evolution*, 63: 125-140.
- McKinney, M. L. y MacNamara, K.J. 1991. *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Ed, Plenum Press, New York.
- Mercadal, B. 1959. Sobre la existencia de restos de terrazas tyrenienses en la costa sur de Menorca. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 5: 39-44.
- Mercadal, B. 1967. Nuevos yacimientos de *Myotragus* en Menorca y su cronología. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 13: 63-74.
- Mercadal, B., Obrador, A. y Rosell, J. 1972. Fauna malacológica del Cuaternario de Menorca. *Rev. Men.*, 54: 148-162.
- Moyà-Solà, S. 1979. Un caso de hiperodoncia en una mandíbula de *Myotragus balearicus* BATE, 1909. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 11(1-2): 55-59.
- Moyà-Solà, S. y Pons-Moyà, J. 1979. Catálogo de los yacimientos con fauna de vertebrados del Plioceno, Cuaternario y Holoceno de las Baleares. *Endins*, 6-7: 59-74.
- Moyà-Solà, S. y Pons-Moyà, J. 1980. Una nueva especie de *Myotragus* Bate, 1909 (Mammalia, Bovidae) en la isla de Menorca: *Myotragus binigausensis* nov.sp. Implicaciones paleogeográficas. *Endins*, 7: 37-47.
- Moyà-Solà, S. y Pons-Moyà, J. 1982. *Myotragus peponellae* nov sp., un primitivo representante del género *Myotragus* Bate, 1909. *Act. Geol. Hisp.*, 17(1-2): 77-87.
- Moyà-Solà, S., Quintana, J. Alcover, J. A. y Köhler, M. 1999. Endemic Island Faunas of the Mediterranean Miocene. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*. Ed. G. E. Rössner & K. Heissig, 516 p. Verlag Fritz Pfeil.
- Pons-Moyà, J. 1977. La nouvelle espèce *Myotragus antiquus* de l'île de Majorque (Balears). *Proc. Konink. Ned. Akad. v. Wetenschappen*, B. 80,3: 215-221. Amsterdam.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1977. Presencia de I2 y sus características en diferentes mandíbulas de *Myotragus balearicus* Bate. *Endins*, 3: 37-42.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1980. Nuevo representante del género *Nesiotites* Bate, 1914, *N. melousae* (Insectivora, Soricidae) de los relleños cársticos del Barranc de Binigaus (Mercadal, Menorca). *Endins*, 7: 53-56.
- Pons-Moyà, J. y Moyà-Solà, S. 1981. *Myotragus kopperi*, une nouvelle espèce de *Myotragus* Bate, 1909 (Mammalia, Artiodactyla, Rupicaprini). *Proc. Konin. Neder. Akad. Wétens.* 84 (1): 57-69.
- Pons-Moyà, J. Agustí, J. y Moyà-Solà, S. 1985. The Mio-pliocene insular faunas from the west mediterranean. Origin and distribution factors. *Paleobiol. cont.*, 14(2): 347-357.
- Pons-Moyà, J., Moyà-Solà, S. y Kopper, S. 1980. La fauna de mamíferos de la cueva de Canet y su cronología. *Endins*, 6-7: 55-58.
- Quintana, J. 2000. Estudio morfológico y funcional del cráneo y la mandíbula de *Nuralagus rex* nov.gen., nov.sp. (Mammalia, Lagomorpha, Leporidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Barcelona.
- Sisson, S. y Grossman, J. D. 1975. *The anatomy of domestic animals*. W. B. Saunders Company, Philadelphia and London, 1211 pp.
- Waldren, W. 1982. Balearic Prehistoric Ecology and Culture. The Excavation and Study of Certain Caves, rock shelters and Settlements. *Brith. Arch. Reports*, 149: 773 pp.