

Morfología funcional del tarso en el género *Myotragus* Bate, 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprini*).

por SALVADOR MOYÁ-SOLÁ

Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell. c/ Escuela Industrial 23.

RESUMEN

En este trabajo se estudia la morfología funcional del calcáneo en el género *Myotragus*. Bajo este aspecto, el tarso de *M. antiquus* corresponde a un estadio intermedio entre un tipo de locomoción «high-gear» (Rumiantes en general) y un tipo de locomoción «low-gear» (*Myotragus balearicus*). La morfología del calcáneo de *M. balearicus* es la respuesta a la evolución del pie, que en el género *Myotragus* conduce a un tipo de locomoción de poca velocidad y mucha potencia, y con los movimientos laterales del tarso muy restringidos o nulos.

SUMMARY

The functional morphology of the calcaneum in the genus *Myotragus* is studied. The tarsus of *M. antiquus* can be placed in an intermedial stage between a locomotion high-gear (type Ruminants in general) and a locomotion low-gear type (*M. balearicus*). The morphology of the calcaneum of the *M. balearicus* is the answer to the evolution of the foot in *Myotragus*, fit it to a type of locomotion of low speed and high power and with very restricted lateral movement.

INTRODUCCIÓN

El género *Myotragus* BATE, 1909, incluye tres especies, que forman una línea evolutiva continua: *M. antiquus* PONS, 1977, que cronológicamente puede situarse en el Plioceno superior (Pons, 1977; Moyá y Pons, en prensa); *M. batei* CRUSAFONT y ÁNGEL, 1966, del Pleistoceno inferior; y *M. balearicus* BATE, 1909, que se conoce desde el Pleistoceno medio hasta los 3.000 años a.C.

Recientemente se han publicado una serie de estudios sobre la morfología funcional del esqueleto postcraneal de *M. balearicus*, en los cuales se han señalado las pautas adaptativas básicas.

Leinders y Sondaar (1974) estudian una serie de fusiones entre los cuneiformes, cubonavicular y metatarso en *M. balearicus* y las consideran como una adaptación a un tipo de locomoción en el que los movimientos laterales del pie quedan muy restringidos.

Sondaar (1977) estudia la influencia de la insularidad en la evolución de los mamíferos, señalando que la morfología del pie y de la mano de *M. balearicus* eran el resultado de una adaptación a un tipo de locomoción de baja velocidad y mucha potencia (básicamente referido al acortamiento del metacarpo, metatarso y falanges).

Alcover (1976), en su estudio sobre el género *Myotragus*, relaciona la reducción de los metápodos y el ensanchamiento de los huesos largos de las extremidades con la adquisición de una mayor estabilidad, adaptación adquirida gracias a la ausencia de depredadores (a consecuencia de ello, la carrera, como adaptación a la huida, perdió su significado funcional, favoreciendo el restablecimiento de las proporciones adecuadas para ganar en estabilidad).

Leinders (1976) al estudiar la función del calcáneo en los Artiodáctilos señala tres funciones básicas de este hueso con relación a la musculatura de la pierna:

1. La fuerza del músculo *gastrocnemius* (Fig. 1) cuyo tendón se inserta en la parte anterior del *tuber calcis*, es transmitida a la parte inferior del pie por el calcáneo, mediante el astrágalo, cubonavicular y conjunto de ligamentos que relacionan estos huesos con el pie.
2. El *tuber calcis* posee una amplia ranura en su parte posterior por donde pasa el tendón del músculo flexor superficial (*M. flexor digitalis pedis superficialis*), el cual va a insertarse en la parte proximal de la segunda falange (Fig. 1).
3. La superficie proximal del *sustentaculum tali* tiene también una amplia ranura por donde pasa el tendón del músculo flexor profundo (*M. flexor digitalis pedis profundus*), que se inserta en la parte proximal de la tercera falange (Fig. 1). La parte inferior de la extremidad posterior está especializada en poderosos movimientos hacia adelante y hacia atrás. La contracción de los tres músculos señalados más arriba produce la flexión del pie y con ello se consigue la propulsión del cuerpo hacia adelante.

Con respecto a la función del *sustentaculum tali*, según Leinders (1976), existe una relación entre el desarrollo del

sustentaculum tali y la longitud del pie. Un alargamiento del pie (adaptación a una locomoción que permite al animal mantener una buena velocidad durante gran distancia, denominada «high-gear» por este autor), incrementa la tensión en el tendón del flexor profundo (Fig. 2). Un aumento en la longitud *a* (anchura del *sustentaculum tali*) (Fig. 3) reduce este exceso de tensión. En los Artiodáctilos con el pie corto (adaptación a un tipo de locomoción de poca velocidad y más potencia, denominada «low-gear» por este autor) no se necesita reducir la tensión en este tendón, por lo cual la longitud *a* se mantiene pequeña.

En este trabajo se estudia la estructura del tarso en *M. antiquus*, y especialmente la morfología funcional del calcáneo, con las variaciones que sufre durante la evolución de este género, relacionándolo con la progresiva adaptación a un tipo de locomoción de poca velocidad y mucha potencia y con los movimientos laterales del tarso muy restringidos o nulos. Se hace referencia a la funcionalidad del *corpus calcanei* (Fig. 1) en los Artiodáctilos.

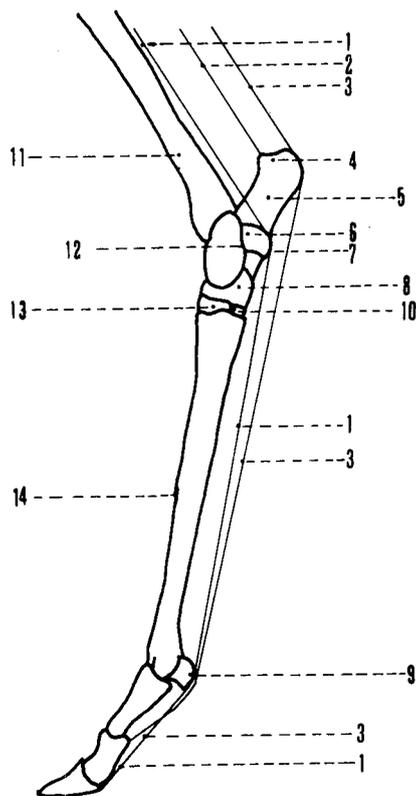


Fig. 1. Vista lateral del pie de *Cervus elaphus* con indicación de los huesos y tendones discutidos en este trabajo. 1) Tendón del flexor profundo (*M. flexor digitalis pedis profundus*); 2) Tendón del *M. gastrocnemius*; 3) Tendón del flexor superficial (*M. flexor digitalis pedis superficialis*); 4) *Caput calcanei*; 5) *Corpus calcanei*; 6) *Sustentaculum tali*; 7) «Polea» para el tendón del flexor profundo; 8) Cubonavicular; 9) Sesamoide; 10) Pequeño cuneiforme; 11) Tibia; 12) Faceta sustentacular; 13) Gran cuneiforme; 14) Metatarso. (Tomado de Leinders, 1976.)

MATERIALES

Se han estudiado materiales de *M. antiquus* del yacimiento de Sa Cova des Fum (Son Carrió, Mallorca) (forma algo más evolucionada que la forma tipo del yacimiento Des Cap Ferrutx) y del yacimiento Des Cap Ferrutx (Arta, Mallorca) y de *M. balearicus* de los yacimientos siguientes: Cova de Son Mayol (Establiments, Mallorca), Cova de Llenaire (Pollença, Mallorca), Cova del Pilar (Son Rapinya, Mallorca) y Avenc de Na Corna (Arta, Mallorca).

FUNCIÓN DEL *CORPUS CALCANEI* EN LOS ARTIODÁCTILOS

Estudiando material actual y fósil hemos observado que existe una relación entre el desarrollo del *corpus calcanei* (Fig. 1) (distancia entre la parte superior de la faceta sustentacular hasta la parte superior del *tuber calcis*, señalado en el texto como *b*) y el alargamiento o acortamiento del pie. Para evitar las diferencias en talla damos la longitud *b* en forma de índice, $I_b = b/c \times 100$, en el que *c* es la longitud del calcáneo (Fig. 3).

Para interpretar la función del *corpus calcanei* con respecto al tendón de flexor superficial y del músculo *gastrocnemius* se puede aplicar el mismo método utilizado por Sondaar (1968) para explicar el papel de los huesos sesamoides en la junta proximal del primer dedo en los Equidos, y por Leinders (1976) para explicar la función del *sustentaculum tali* en los Artiodáctilos.

El *tuber calcis* posee en su parte posterior una amplia ranura por donde pasa el tendón del flexor superficial, que va a insertarse en la parte proximal de la segunda falange.

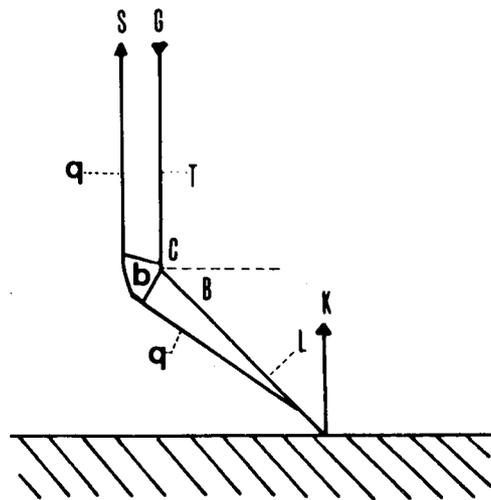


Fig. 2. Esquema bioestático de la junta del tarso (Modificado de Sondaar, 1968 y Leinders, 1976). C = Junta del tarso; K = Presión sobre la tercera falange; G = Peso del animal transmitido por la tibia; B = Ángulo de la tibia con el metatarso -90; T = Tibia; S = Tensión en el tendón del flexor superficial o *gastrocnemius*; b = Longitud del *corpus calcanei*; L = Longitud del metatarso y falanges; q = Tendón del flexor superficial; Fórmula aplicada a este sistema: $S = K.L \cos B/b$.

En su parte anterior, también posee unas fuertes rugosidades para la inserción del tendón del músculo *gastrocnemius*. Igualando los momentos de las fuerzas que actúan en este sistema, se obtiene la siguiente expresión $S \cdot b \cdot K \cdot L \cos B = 0$ (Sondaar, 1968) (Fig. 2), para cada músculo, o lo que es lo mismo $S = KL \cos B/b$. De acuerdo con esta expresión un aumento en la longitud del pie (L) provocará un aumento en la tensión de los tendones de ambos músculos, y que un aumento en la longitud del *corpus calcanei* (b) reduce esta sobretensión. Calculando el índice I_b en una serie de Artiodáctilos (Tabla 1), se pudo observar que los que poseen un pie largo («High-gear» locomoción) les corresponde un valor de este índice que oscila de 69.0 a 63.3; mientras que en los Artiodáctilos con el pie corto («Low-gear» locomoción) este índice tiene unos valores más bajos, que oscilan de 57.3 a 54.2; es decir poseen un *corpus calcanei* más corto. De todo ello se desprende que existe una relación directa entre la longitud del pie y la del *corpus calcanei*. Es decir, en un Artiodáctilo con el pie largo, la sobretensión producida por el aumento de la longitud del pie, se evita con un aumento en la longitud del *corpus calcanei*. Mientras que en los Artiodáctilos con el pie corto ya no es necesario reducir esta sobretensión, debido a lo cual, el *corpus calcanei* se mantiene corto en aras de una mayor estabilidad del tarso, disminuyendo así los peligros de roturas y luxaciones. (Al discutir este problema en *Myotragus*, se volverá a hacer referencia a este hecho y a su interpretación funcional.)

OBSERVACIONES SOBRE EL ESQUELETO APENDICULAR DE *M. ANTIQUUS* EN COMPARACIÓN CON *M. BALEARICUS*

a) Los restos del esqueleto postcranial de *M. antiquus* son escasos, pero a pesar de ello, permiten hacer una serie de consideraciones:

- La talla de *M. antiquus* es similar a la de *M. balearicus*.
- Los huesos largos de *M. antiquus* (húmero, cúbito-radio, fémur y tibia) son más esbeltos que los de *M. balearicus*.
- El metacarpo y metatarso de *M. antiquus* son más esbeltos y proporcionalmente más largos que los de *M. balearicus* (Tablas 2 y 3).
- Las falanges tanto anteriores como posteriores, son algo más esbeltas en *M. antiquus* que en *M. balearicus*.
- Del yacimiento de Sa Cova des Fum (Son Carrió, Mallorca) poseemos siete cubonaviculares y cuatro metatarsianos. En los siete ejemplares el gran cuineiforme (cuneiforme 2-3) está soldado al cubonavicular, mientras que no hemos observado ninguna fusión entre el cubonavicular, el pequeño cuneiforme (cuneiforme 1) y el metatarsiano. En *M. balearicus* el número de fusiones entre el cubonavicular, cuneiformes y metatarso es mucho más elevada. En el yacimiento de Son Mayol (Pleistoceno superior) la frecuencia de fusiones totales (cubonavicular+cuneiformes+metatarso) es alrededor del 40%; en el yacimiento de Sa Cova de Llenaire (Pleistoceno superior) alrededor del 50%; en el yacimiento de Sa Cova des Moro (Holoceno) es del 60% (Van Weert., en prensa); y en el yacimiento de Sa Cova de Muleta (Holoceno) es del 80% (Van Weert, en prensa).

b) Morfología del calcáneo en el género *Myotragus*.

M. antiquus

Material: tres calcáneos enteros y dos fragmentados de Sa Cova des Fum (Son Carrió, Mallorca) y uno del yacimiento des Cap Ferrutz (Arta, Mallorca).

Calcáneo más esbelto que el de *M. balearicus*, pero menos que el de los Rumiantes típicos. *Tuber calcis* menos desarrollado y masivo que en *M. balearicus*. Tanto las rugosidades de inserción de los ligamentos que lo fijan al astrágalo y cubonavicular, como las inserciones para los ligamentos plantares, poco marcadas. El índice I_a ($I_a = a/c \times 100$, en el que a es la anchura del *sustentaculum tali* y c la longitud del calcáneo) en los tres ejemplares disponibles varía de 15 a 13.51 (Tabla 5). El índice I_b varía de 61 a 59.5 (Tabla 4).

M. balearicus

Material: tres calcáneos del yacimiento de Son Mayol; tres de Sa Cova de Llenaire; uno de Sa Cova del Pilar y uno del yacimiento de Na Corna.

Calcáneo en conjunto más masivo y robusto que el de *M. antiquus*. *Tuber calcis* más desarrollado y masivo. Las rugosidades para la inserción de los ligamentos que lo fijan al resto del tarso y la de los ligamentos plantares muy marcadas. El índice I_a tiene unos valores que oscilan de 9.69 a 12.60. El índice I_b varía de 57 a 50.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el estudio del esqueleto apendicular de *M. antiquus* se han podido constatar una serie de diferencias con relación a *M. balearicus*, que pueden resumirse como sigue: los huesos largos, metacarpo, metatarso y falanges son más esbeltos y proporcionalmente más largos en *M. antiquus*, y la frecuencia de fusiones en el tarso es mucho mayor en *M. balearicus*.

Leinders y Sondaar (1974) al estudiar una serie de fusiones en el carpo y en el tarso de una serie de Ungulados, interpretan funcionalmente las fusiones de los cuneiformes con el cubo navicular y el conjunto con el metatarso en *M. balearicus*, concluyendo que estas fusiones son una adap-

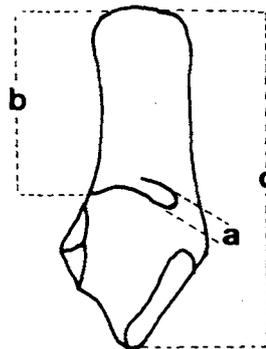


Fig. 3. Calcáneo de *Myotragus balearicus*. a = Anchura del *sustentaculum tali*; b = Longitud del *corpus calcanei*; c = Longitud del calcáneo.

tación a un tipo de locomoción en el que el movimiento de zig-zag del animal (debido a un movimiento de rotación de los cuneiformes), durante la huida ante un depredador, ha perdido su significado funcional, debido a la ausencia de éstos en las faunas insulares.

Esta menor frecuencia de fusiones en el tarso de *M. antiquus* y la mayor gracilidad del pie, colocan a éste en un estadio intermedio entre un Rumiante típico (adaptado a una locomoción «high-gear» y con posibilidad de movimientos laterales en el tarso) y *M. balearicus* (adaptado a una locomoción «low-gear» y con los movimientos del tarso muy restringidos o nulos). Es decir, el tarso de *M. antiquus* podría representar un eslabón estructural y evolutivo intermedio entre ambos tipos de locomoción.

A continuación se va a discutir si las observaciones realizadas en los calcáneos coinciden con las hipótesis mencionadas más arriba.

En el estudio de los calcáneos hemos observado una serie de diferencias, a las cuales vamos a intentar dar una interpretación funcional:

1. Las rugosidades para la inserción de los ligamentos que fijan entre sí al calcáneo, astrágalo, cubonavicular y metatarso, están mucho más desarrolladas en *M. balearicus*. Esto podría estar relacionado con una mayor necesidad de mantener estas piezas más fijas entre sí, lo que se traduce en una mayor rigidez del tarso, lo que concuerda con los datos obtenidos por Leinders y Sondaar (1974) en el estudio de las fusiones en el tarso de *M. balearicus*.

2. El desarrollo del *corpus calcanei* en *M. antiquus*, expresado por el índice *Ib*, es claramente intermedio entre un Rumiante típico y *M. balearicus* (Tablas 1 y 4). Esta característica parece estar relacionada con el progresivo acortamiento del pie durante la evolución de *Myotragus*. Al disminuir la longitud del pie, disminuye la tensión en el tendón del flexor superficial y del *gastrocnemius*, debido a lo cual el *corpus calcanei* puede disminuir en aras de una mayor estabilidad del tarso, reduciéndose así los peligros de luxación y roturas. Aplicando la expresión deducida por Sondaar (1968), $L \cos B \cdot K = b \cdot S$, o lo que es lo mismo, $L \cos B / b = S/K$, y teniendo en cuenta que en el caso de *Myotragus*, *K* (directamente relacionado con la talla del animal) permanece constante (la talla ha permanecido constante desde *M. antiquus* a *M. balearicus*) al igual que *cos B*, se puede calcular la razón *L/b* en *M. antiquus* y *M. balearicus* (para *L* solamente se ha podido tener en cuenta la longitud del metatarso, debido a la falta de material, pero creo que los resultados son lo suficientemente significativos como para tenerlos en cuenta). Esta relación se mantiene constante en las dos formas (0.50 para *M. balearicus* y 0.53 para *M. antiquus*), lo cual indica que probablemente no ha habido modificaciones importantes en *S* (ya que *K* = cte.). La explicación funcional a esta cuestión, podría encontrarse en el hecho de que es mucho más sencillo y evolutivamente ventajoso, modificar simplemente la inserción muscular (en este caso disminuir solamente la longitud del *corpus calcanei*) que modificar una compleja estructura muscular (Flexor superficial y *gastrocnemius*).

3. La anchura del *sustentaculum tali* en *M. antiquus* es claramente mayor que en *M. balearicus* y menor que en los Rumiantes típicos (Tabla 5). Esta progresiva disminución en anchura, está también directamente relacionada con el acortamiento del pie durante la evolución de *Myotragus*.

Su explicación funcional se basa sobre los mismos principios discutidos en el apartado anterior.

Del análisis anterior se desprende como conclusión que el calcáneo de *M. antiquus* ocupa también un estadio intermedio entre el de un Rumiante típico y el de *M. balearicus*, y que la morfología y proporciones del calcáneo de *M. balearicus* parece ser la respuesta lógica a la evolución del tarso y metatarso, desde un Rumiante, de momento desconocido, a *M. balearicus*, de la adaptación a un tipo de locomoción «high-gear» con posibilidad de movimientos laterales en el tarso, a un tipo de locomoción «low-gear» y con los movimientos laterales muy restringidos o nulos.

Alcover (1976) y Sondaar (1977) relacionan la morfología del pie y otras particularidades del esqueleto apendicular de *M. balearicus* con la adaptación a un hábitat en el que la ausencia de carnívoros y la presencia de un relieve montañoso y variado, permitieron la adquisición de este particular tipo de locomoción, en el que era más ventajoso una mayor potencia, estabilidad y rigidez del tarso. que una mayor velocidad y agilidad de movimientos.

TABLA 1. Índice *Ib* en diferentes Artiodáctilos, clasificados según el tipo de locomoción.

«High-gear» locomoción.

<i>Triceromeryx pachecoi</i> (Puente de Vallecas, Vindoboniense)	69.0
<i>Eucladoceros senezensis</i> (Puebla de Valverde, Villafrankuense)	68.0
<i>Tragoceras</i> sp. (Piera, Turoliense)	66.6
<i>Rangifer tarandus</i> (Actual)	65.9
<i>Iervido</i> ind. (San Mamet, Burdigaliense)	65.5
<i>Gazella</i> sp. (Layna, Plioceno)	64.7
<i>Cervus elaphus</i> (Actual)	64.0
<i>Ovis aries</i> (Actual)	63.3

«Low-gear» locomoción.

<i>Anoplotherium comune</i> (Montmartre, Eoceno)	57.0
<i>Suidae</i> ind. (Castell de Barbera, Vindoboniense)	56.9
<i>Dorcatherium nauí</i> (Ballestar, Vallesiense)	56.9
<i>Sus scrofa</i> (Actual)	54.2

TABLA 2. Índice Long. Mc./Anch. extr. prox. × 100 en *M. balearicus* y *M. antiquus*.

	<i>M. balearicus</i>				<i>M. antiquus</i>				
	n	M	x	m	n	M	x	m	
Es Bufador	5	328	303.3	289	Cova des Fum	3	358	352	348
Son Mayol	3	335	305.3	268					
Llenaire	4	338	322.2	302					

TABLA 3. Índice Long. Mt./Anch. Extr. prox. × 100 en *M. balearicus* y *M. antiquus*.

	<i>M. balearicus</i>				<i>M. antiquus</i>				
	n	M	x	m	n	M	x	m	
Es Bufador	5	258	234.4	216	Cova des Fum	2	271	270.3	269.6
Son Mayol	2	248	237.5	227					

TABLA 4. Índice Ib en *M. balearicus* y *M. antiquus*

	<i>M. balearicus</i>				<i>M. antiquus</i>				
	n	M	x	m	n	M	x	m	
Son Mayol	3	57	54.3	50	Cova des Fum	3	61	60.1	59.5
Llenaire	3	55	54.0	54	Cap Ferrutx	1	—	61.0	—
El Pilar	1	—	55.0	—					
Na Corna	1	—	51.0	—					

TABLA 5. Índice Ia en *M. balearicus* y *M. antiquus*.

	<i>M. balearicus</i>				<i>M. antiquus</i>				
	n	M	x	m	n	M	x	m	
Son Mayol	3	12.6	11.1	9.6	Cova des Fum	2	14.8	14.1	13.5
Llenaire	3	11.9	11.3	10.4	Cap Ferrutx	1	—	15.0	—
El Pilar	1	—	12.4	—					
Na Corna	1	—	11.1	—					

AGRADECIMIENTOS

Me es grato en estas líneas dar las gracias a todas las personas que han colaborado en la redacción de este trabajo, especialmente a Adriá Casinos, del Departamento de Zoología de la Universidad de Barcelona, sin cuyos consejos y ayudas no se hubiese podido realizar, a Joan Pons, Toni

Alcover, al equipo del Instituto Provincial de Paleontología de Sabadell y al Dr. J. F. Villalta por la lectura crítica del manuscrito y las ayudas recibidas, así como a mi compañero de curso J. Villalonga por el resumen en inglés.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOVER, J. A. T. 1976: «L'evolució de *Myotragus* Bate, 1909 (*Artiodactyla*, *Rupicaprina*), un procés biològic lligat al fenomen de la insularitat». *But. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 40 (Sec. Geol., 1), pp. 59-94.
- LEINDERS, J. J. M. 1976: «Some aspects of the ankle joint of *Artiodactyls* with special reference to *Listriodon* (Suina). *Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, sB, 79(1) pp. 45-54.
- LEINDERS, J. J. M. and SONDAAR, P. Y. 1974: «On functional fusions in footbones of Ungulates». *Sonderdruck aus Z. f. Saugetierkunde* Bd. 39 H. 2, S. pp. 109-115.
- MOYÁ, S. S. y PONS, J. M. (Prensa): «Catálogo de los yacimientos con fauna de vertebrados del Plioceno, Cuaternario y Holoceno de las Baleares». *Endins* 5-6.
- PONS, J. M. 1977: «La nouvelle espèce *Myotragus antiquus* de l'île de Majorque (Baleares)». *Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, sB, 80(3) pp. 215-221.
- SONDAAR, P. Y. 1968: «The osteology of the manus of fossil and recent Equidae with special reference to phylogeny and function». *Kon. Ned. Akad. Wetensch.* 25(1), pp. 1-76.
- SONDAAR, P. Y. 1977: «Insularity and its affect on mammal evolution». In *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Edit. Hech, M. K., Goody, P. C. and Hecht, B. M. Ple. Publ. Corp. New York. pp. 671-707.
- VAN WEERT, J. (Prensa): «*Myotragus balearicus* Bate, 1909 an attempt to a biometrical approach».

Recibido, 10 marzo, 1979