



PUBLICACIONES DE ORDEN INTERIOR DEL
CENTRO PIRENAICO DE BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

Serie científica: nº 23

FILOGENIA DE LOS ARTIODACTILOS

por Ricardo García-González

- S u m a r i o -

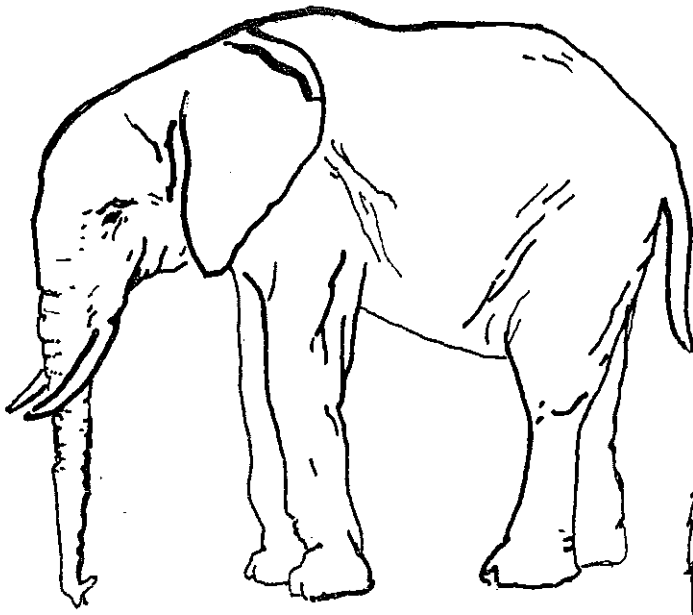
Preámbulo a cargo de la DIRECCIÓN.

1. Introducción.- 2. Características generales de los ungulados: A. Dentición. B. Aparato locomotor. C. Filogenia y clasificación de los ungulados.- 3. Características generales de los artiodáctilos o Paraxonia: A. Esqueleto apendicular. B. Otras características del esqueleto. C. Dentición. D. Estómagos y otros órganos. E. Filogenia y clasificación de los artiodáctilos.- 4. Algunas consideraciones críticas y conclusiones del estudio.- 5. Publicaciones mencionadas.- Se intercalan además, dos esquemas y glosarios fuera de texto.

PREÁMBULO A CARGO DE LA DIRECCIÓN DEL CENTRO

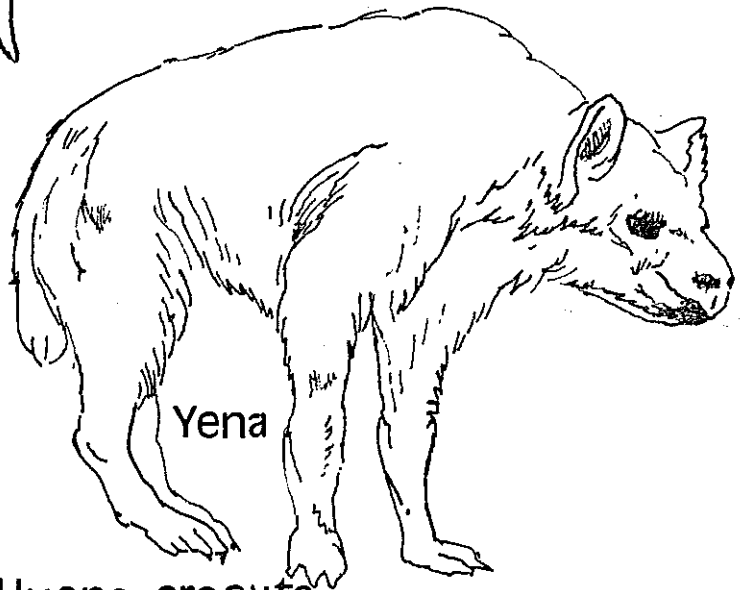
Para el profesor universitario la preocupación por coordinar su propia síntesis doctrinal es constante y tangible. Su alumnado le obliga a una continua puesta al día concreta de sus propias ideas sobre la disciplina que cultiva y enseña. Para el investigador, por desgracia, las ocasiones obligadas para hacerlo escasean. De ello se puede derivar cierto vicio adormecedor, que le aleja de la autocrítica y la necesaria puesta al día. Sin embargo ambas parecen, una lógica exigencia periódica y más, en el momento de paso de una a otra categoría académica en el transcurso de su vida profesional. Parece así justificado volver la vista atrás una vez cada decenio; ello es bueno, saludable y por demás provechoso para la institución que le acoge en su seno.

La promoción dentro del centro de una línea de estudio ecofisiológico amplio, sobre los grandes herbívoros que se gesta mediada la década presente,



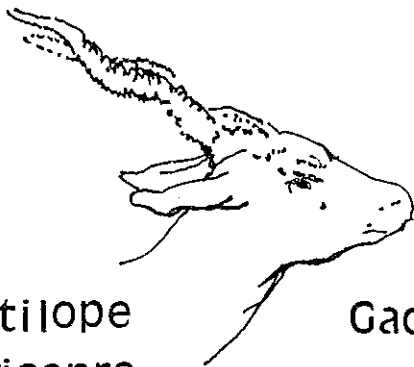
Loxodonta africana

perfiles cirtoides



Yena

Hyena crocuta

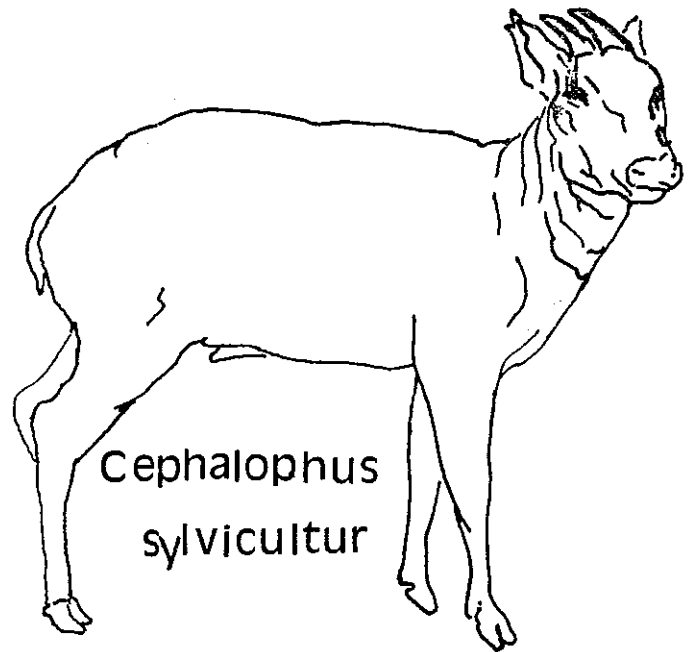


Antilope cervicapra

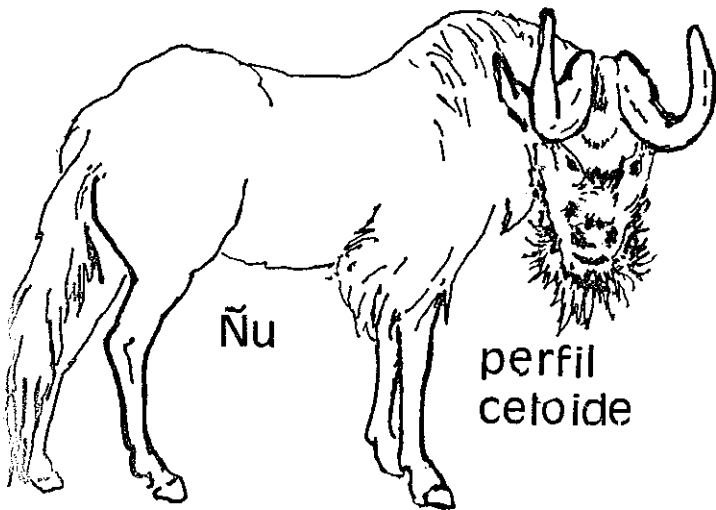
Gacelas

perfil ortoide

Antílopes



Cephalophus sylvicultur



Ñu

perfil celoide

Connochaetes gnu

puede ser un buen momento para hacerlo. De forma tangible, tal situación se produjo con la incorporación de Ricardo García-González, su primera estancia en León y Madrid, para realizar labor bibliográfica y de contacto científico y su primer ensayo, interviniendo en el programa de la Dehesa Salmantina. No parece necesario por otro lado, destacar el interés de los ungulados en el estudio de la promoción y producción del ámbito montano. El desarrollo de esa línea, hay que verlo en el contexto de otras complementarias: Apoyo fundamental en aspectos de producción herbácea; consideración de problemas fisiológicos de digestibilidad; estudios de parásitos y enfermedades infecciosas, consideraciones generales sobre comportamiento y los de ordenación y aprovechamiento territorial.

El referido conjunto de líneas para la promoción de investigaciones en este sector tiene antecedentes muy antiguos en nuestra institución. Esas líneas aparecen ya catalogadas desde la fundación del Centro, al enfocar por escrito informativo su promoción. Además, es también lejana y anterior a la fundación del mismo Centro, la idea de considerar la investigación pastoral. Sin embargo el análisis de uno y otro aspecto, sería excesivo, ante el planteo zoológico y más conciso que aquí se pretende. Todo ello no obstante, vino precedido de muchas reflexiones: Algunas de ellas se han difundido con cierta amplitud (1). Otras sólo a multicopista, de difusión muy restringida (2). En ambas se plantean problemas anatómicos, cuyo interés trasciende a la función (trófica y de relación) y por tanto al comportamiento y, más o menos directamente, manifiestan aplicado interés productivo. Se dedica a ello atención sumaria.

En la década de los cincuenta, en los medios científicos más progresistas se dió especial relieve a un carácter diferenciador entre invertebrados metaméricos y cordados. En los invertebrados, las vísceras también "se segmentan", el crecimiento en longitud de todo el cuerpo es intercalar y el ano es terminal. En los cordados en cambio, cabe diferenciar un sector corpóreo visceral de posición ventral, que contiene "los órganos", insegmentado, que termina y evacúa en orificio anal, pero hasta cierto punto independiente en su desarrollo y posición del resto del soma. Dicho sector es fundamentalmente responsable de las funciones tróficas o vegetativas. El sector dorsal, se prolonga en cola distal que, en los cordados primitivos (y sobre todo en los acuáticos), tiene gran importancia propulsora. Está fundamentalmente integrado por "los sistemas" (esquelético, muscular, dérmico y nervioso); se denomina así, metamérico o somítico y es responsable de las funciones más nobles o de relación ("vida animal" o sensitiva en términos anacrónicos, pero clásicos) (3).

La relativa independencia (entre sí) de ambos sectores corporales, permite su consideración aparte tanto en su función como en su génesis y por lo tanto en la capacidad de selección adaptativa, dando el organismo en su con-

(1) NADAL, J. et Al., 1968.- Guión para trabajos prácticos: Zoología-Cordados. P. Cent. pir. Biol. exp., 3: 1-350, Barcelona-Jaca.

(2) Notas para la elaboración de un libro de Zoología-Cordados. 189 págs. Jaca 1968 (en multicopista).

(3) No sólo la cola actúa como órgano propulsor en los acuáticos (= cola es todo el sector posterior a las vísceras) y es así responsable de la marcha; en tetrápodos, incluso en aquellos que la poseen reducida al mínimo, presenta importante función en el "lenguaje" y por tanto en la vida sensitiva y de relación; aspecto importante al plantear el estudio de los ungulados, sobre todo. Sin embargo, el sector metamérico o somítico de los ungulados posee otro tipo de interés, aplicado a las producciones en calidad y cantidad, aspecto sobre el que se insiste más abajo, al plantear el problema secundario de la constitucionalidad y su actual interés alimentario para el hombre.

junto respuestas a las acciones del medio. El sector visceral se adapta a la calidad, cantidad y variedad estacional de los recursos tróficos y depende directamente de éstos. Una especie puede extinguirse si se extinguen también súbitamente, los recursos que la originaron. Su conservación puede ser secuela de que tales cambios bruscos se suavicen al dirigirlos el hombre por distintos "vericuetos", recombinaando sus factores genéticos de forma mucho o poco equilibrada y a veces sin requerir especiales transformaciones aparentes en los órganos viscerales. Dichas transformaciones en cambio, pueden ser acusadas en la fauna montaraz, que se ha seleccionado sin intervención humana. Las vísceras, o las diversas partes del aparato trófico, constituyen buena parte del bagaje de caracteres que rigen el diagnóstico y son los indicios más importantes, que permiten hoy reconstruir una historia evolutiva coherente.

El sector somático no depende en gran medida de los recursos tróficos, sino de otros factores ambientales, tanto físicos (relieve, clima), como bióticos (enfermedades, parásitos, depredadores); indirectamente también (y a veces conspicuamente), interrelacionados con los tróficos (jirafas, ocapí, etc.), permitiendo la explotación de ámbitos, vedados a formas menos especializadas (4); cabe así comentar -no sin ironía-, que la independencia de ambos sectores corporales es sólo "relativa". Pese al referido relativismo, gracias al hombre, una misma especie, puede conformar su cuerpo -sector no visceral-, a distintos tipos constitucionales. No parece necesario destacar aquí y ahora, la importancia práctica de tal posibilidad y cómo el hombre ha venido y viene aprovechándose de ella y en ocasiones llevándola a extremos rayanos con la deformación. El estudio de dicha variabilidad constitucional, equivale al de las razas y estirpes, alguna de cuyas muestras y aspectos, ha supuesto también el tema de alguna publicación restringida de esta misma serie (5), constituyendo así, un ejemplo de la evolución y sus posibilidades por selección, a nivel intraspecífico detallado.

Sin embargo, tales estudios referidos a la constitucionalidad han ofrecido más destacadas facetas dentro de las especies de gran talla que el hombre ha domesticado (vacuno y equino), pues antes de especializarlas para la producción alimentaria directa, las ha utilizado como cooperadoras de su propia labor casi en exclusiva y así, como fuente energética de distinta finalidad y múltiples matices. Todo ello ha obligado (en todos los casos), a una selección, con apoyo en la preadaptación morfológica, como punto de partida a la ulterior eficacia de los resultados.

Sin duda alguna las correlaciones entre tendencia (y por tanto constitucionalidad potencial o susceptible de incrementarse por selección) y forma existe. El estudio de las formas (y muy concretamente de los perfiles), posee un gran valor, como punto de partida para alcanzar éxito en una ulterior selección constitucional a ultranza. Es decir, de la misma manera que una jirafa es un animal especializado a los recursos en ramaje de la "sabana", un vacuno de perfil subcóncavo, posee especiales aptitudes para acusadas oscilaciones estacionales de nutrición y la ulterior de respuesta a los sistemas de cebado (muchas vacas rústicas). Un animal convexilíneo (pardo suizo), suele con

(4) En el Parque Zoológico de Vincennes se reproducían las jirafas, gracias a los recursos que el parque posee en grandes acacias; al parecer las hojas de acacia (árboles de su medio natural, la sabana) proporcionan en momento oportuno ciertas substancias en cantidad y calidad suficiente para desencadenar eficazmente el celo. Este aspecto del problema de correlación entre forma y adaptación al medio, tiene más importancia de la que parece, al plantear el problema de la selección de las estirpes.

(5) BALCELLS, E., 1970.- Estudio descriptivo del ganado ovino en el Pirineo. Publicaciones de orden interior del Centro pirenaico de Biología experimental Serie Científica nº 9: 30 págs. en multicopista.

servar aptitudes motrices, requiriendo, como muchos rectilíneos (charolés), una mayor constancia alimentaria. Los concavilíneos, en cambio, serían adecuados secretores de leche (frisón). Los perfiles serían también correlacionables con el temperamento: Más mansos y pausados los convexilíneos, frente a lo agresivo de los celoideos o conca-vilíneos.

El hombre parece haber gozado de notable intuición para obtener, mediante el proceso de domesticación animal, grados elevados de fenocopia silvestre. El estudio así, de la forma, aplicado a la constitucionalidad, en definitiva el de las correlaciones de la forma y la función, tomando como modelo el de los animales montaraces paralelamente al de su ámbito, puede resultar una línea de interés que aune los resultados que la filogenia sugiere a nivel entre especies y grandes grupos y su ámbito silvestre, de otros niveles subespecíficos, a cuyo establecimiento el hombre ha contribuido.

El estudio de los perfiles (o siluetas) y otros aspectos más concretos de morfología anatómica regional en animales domésticos, fueron oportunamente enfocados, el pasado siglo, por el francés BARÓN y divulgados, más tarde por DECHAMBRE. En España se ha ocupado de ellos, especialmente APARICIO. El prof. BOURDELLE, también de París (6), intentó un oportuno estudio comparado con la fauna silvestre, intentando aplicar las normas sobre perfiles a distintas especies montaraces. Algunas muestras se presentan en figuras adjuntas: El elefante, sería el ejemplo más genuino de convexilíneo o morfotipo energético; lo es mucho más el africano, pero es preciso no olvidar la domesticación con finalidad motriz de Elephas indicus. La yena, si bien convexilínea (cirtoide) y de contenido en grasas semejante al de un ovino inglés de carne (7), sería un buen ejemplo de animal sarcopoyético. La función láctica en cambio, estaría ligada al volumen de las vísceras, pero también a las formas concavilíneas (sobre todo en el vacuno, como ocurre en el frisón y el ovino sokoslk, cuyas vísceras de este último suponen el 51% de su biomasa corporal). La forma concavilínea acusada en animales silvestres se daría en el ñu africano, de típico perfil celoide.

Por lo general las razas domésticas ortoides o de perfiles rectos, suelen considerarse próximas a tipos primitivos. Así por lo menos ocurre con las razas de ovinos (lacho, churro). Se conservaría típicamente en las gacelas unguilados que cabe considerar bien proporcionados y muy adaptados a la defensa mediante la huida, la carrera y el salto; constituyendo así, prototipos eumétricos.

No cabe extenderse hoy con más consideraciones sino simplemente llamar la atención sobre el interés de tales estudios ante la necesaria explotación de un medio adverso y de recursos bióticos alimentarios sumamente bastos y ajustados.

La iniciación de una línea de tal índole puede requerir múltiples consideraciones sugerentes, a niveles de detalle taxonómico muy distintos y una más de ellas sería la esbozada a continuación, intentando un corto resumen -seguido de crítica-, que ponga al día las ideas más básicas sobre la filogenia de los artiodáctilos, a nivel aquí de grandes grupos.

Jaca, junio de 1979

E. BALCELLS R.

(6) BOURDELLE, E. 1942-1943.- La morphologie générale et régionale des Mammifères. Mammalia, 6(3) y 7 (1-2): 1-52, París.

(7) Se llegó a domesticar en Egipto antiguo para aprovechar su grasa. En las razas ovinas inglesas de aptitud cárnica se alcanza el 22% en sebo.

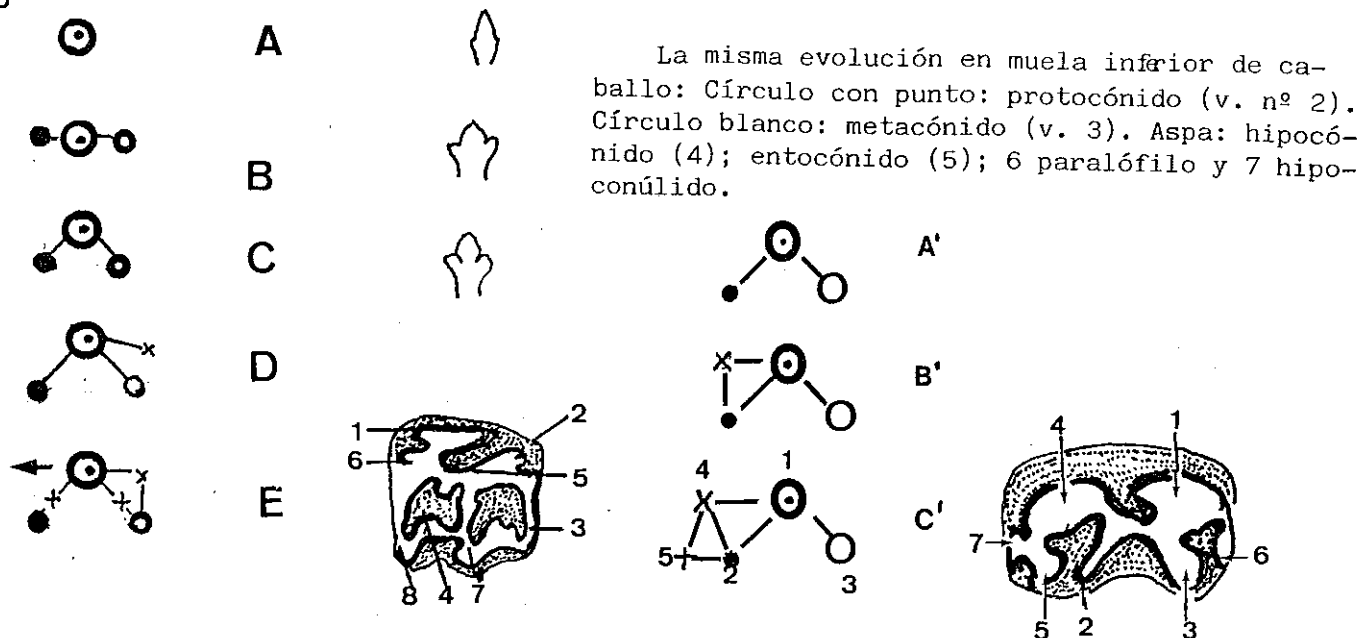


Figura 1.- Transformación del diente reptiliano y de una sola punta en diente de tres y cuatro tubérculos de tipo mammaliano, vistos por arriba y de perfil. El grupo de la izquierda representa los de maxilares, vistos por arriba y de perfil; los de la derecha los mandibulares. Está indicada arriba. De A, punta simple o protocono, se pasa a diente de tres puntas en línea recta. B: paracono en negro y metacono en círculo blanco. C. de tres puntas en triángulo: D. con aducción de un hipocónulo en posición posteró-interna x. En E, aducción de paracónulos y metacónulos + y formación eventual de crestas o lofios. El molar de caballo está orientado de la misma forma: 1, protocono; e, hipocónulo; 3, metacono; 4, paracono; 5, metacónulo; 6, paracónulo (o protocónulo); 7, mesostilo; 8, parastilo. En negro esmalte, en blanco marfil y el cemento se ha punteado; (reproducción de PIRLOT, 1976).

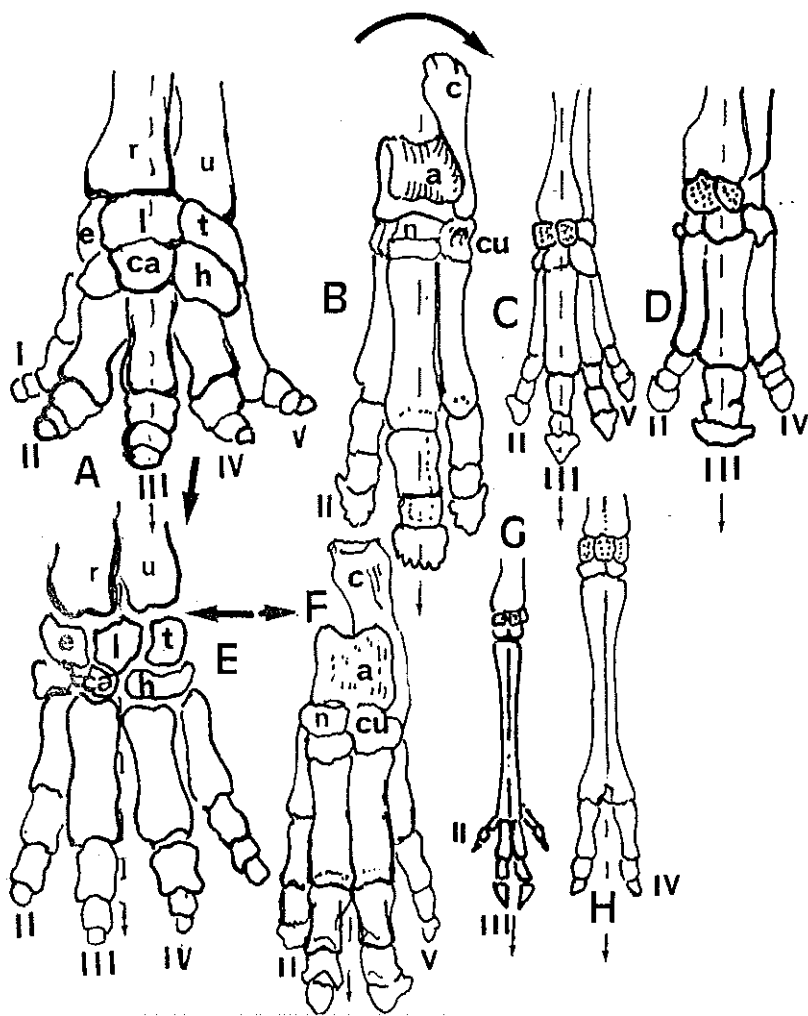


Figura 2.- Eje dinámico de las extremidades de distintos ungulados. Los mesaxónicos: tapir y rinoceronte (pata anterior C y D) y pata posterior de este último, son ejemplos de taxopodía. Los paraxónicos manifiestan la sucesiva tendencia a la diplo-artría E y F, pata anterior y posterior de hipopótamo y esquemas de ciervo y dromedario (G y H). a, astrágalo; c, calcáneo; ca, capitatus; cu, cuboides; e, escafoides; h, hamatum; l, lunatum; n, navicular; r, radio; t, traquetrum; u, ulna. V. sinopsis página 10.

Glosario intercalado sobre la organización de los dientes en los mamíferos

Se sugiere la posibilidad de consultar el Guión de Prácticas (P. Cent. pir. Biol. exp. 3), conteniendo definiciones y origen de los dientes mammalia nos (págs: 283-290). Aquí sólo se anotan algunas particularidades que permiten mejor seguir el texto general de la presente exposición.

Se definen así, tipos diferentes con respecto al desarrollo, implantación, forma y especialización.

Haplodontia, dentición constituida por unidades cónicas, aceradas y simples. Plexodontia, cuando está constituida la dentición por unidades de corona complicada por múltiples cúspides de actividad masticadora.

La interpretación de la dentadura en los Mamíferos se apoya en la teoría de trituberculía, desarrollada por COPE, OSBORN y GREGORY; sin embargo es discutible la presencia de animales multituberculados o aloterios desde el período Secundario. El incremento del número de cúspides, así como el aumento en altura de la corona, conduciría a una especie de "batería" de láminas transversales, conspicua en los elefantes. Dicho ejemplo demostraría la importancia de la altura de la corona en la evolución de los dientes de los mamíferos, problema que generaría las siguientes definiciones:

Braquiodontos, serían los dientes de corona baja (aparentes en carnívoros y primates). El crecimiento se detiene pronto y el canal pulpar se oblitera o cierra casi completamente. Hipsodontos, serían los dientes, por el contrario, de corona alta (ungulados); el crecimiento dura largo tiempo, el canal pulpar tarda en cerrarse y por esa razón son calificados de crecimiento continuo. Los dientes incisivos de los roedores (Glires), serían el caso extremo; jamás obliteran la cavidad pulpar y así crecen toda la vida.

Según su desarrollo ontogénico, cabe diferenciar: Polifiodontos: Cuando ocurren numerosas sustituciones de dientes (típico en lagartos). Oligodontos, cuando hay sustitución de varias denticiones, si bien una serie final de viene permanente (lagartos y cocodrilos). Difiodontos, sólo dos series sucesivas (mamíferos en general). Monofiodontes, animales con una sola dentición (marsupiales y topo).

Según la implantación en las encías cabe diferenciar: Acrodontos: Soldados por la base al hueso maxilar (telósteos y algunos reptiles). Pleuroodontos: Dientes implantados en alveolos más o menos profundos (mamíferos y cocodrilos).

Las formas se adaptan a determinadas especializaciones funcionales: Se habla así, de animales heterodontos (distintas funciones en una misma dentición) y homodontia (=isodontia) cuando todos son esencialmente iguales en estructura (cetáceos odontocetos). Nos interesa aquí, retener los siguientes tipos de dientes en denticiones heterodontas, sobre todo referidos a los dientes molares, especialmente dedicados a la masticación.

Secodontos, o verdaderos dientes carnívoros: modelo triconodonto: conos puntiagudos en línea o triángulo.

Bunodontos: varios conos (colinares), más o menos rebajados, típicos de animales omnívoros o ciertos frugívoros, como los suidos.

Lofodontos: las cuatro cúspides principales se sueldan en crestas (olofos) dos a dos, en dirección transversal. Clásicos en el tapir, en el caballo más confuso por el desgaste (v. figura 1).

Selenodontos, de selenos = luna. Típicos en los rumiantes: el desgaste les confiere una sección alargada en el sentido longitudinal en forma de media luna característica, con las puntas en la mandíbula, hacia el lado interno y hacia afuera en la maxila (v. figura 9).

Plexodontos: Crestas unidas las unas a las otras, formando zigzag u otros dibujos característicos (típicas de los roedores).

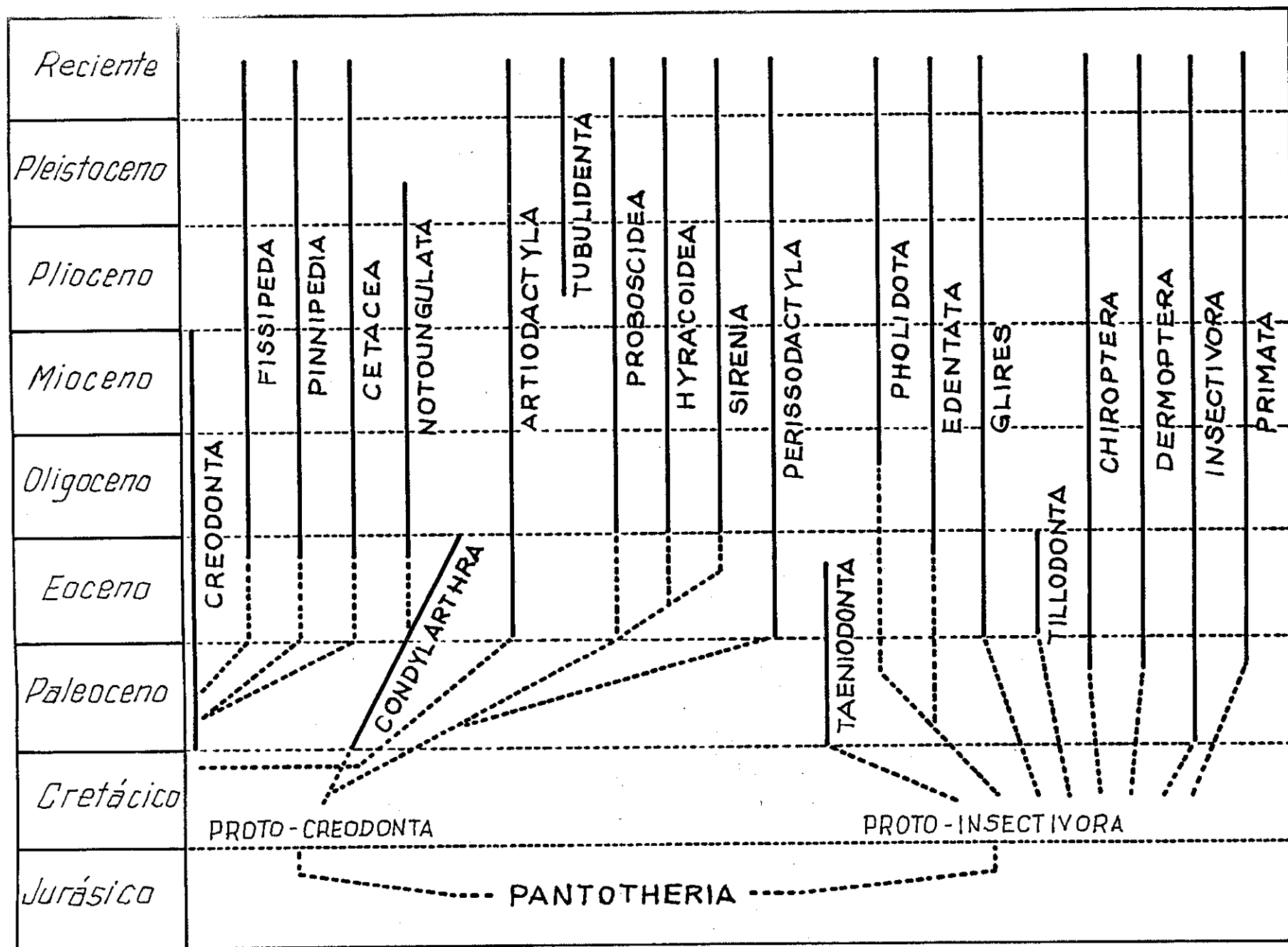


Figura 3.- Cuadro general de clasificación de mamíferos euterinos (según GRASSE, 1955).

1. Introducción.

Las presentes notas tienen por finalidad recopilar y sintetizar la opinión de diversos autores sobre el tema de la filogenia de los artiodáctilos. Para ello se hace en principio una revisión somera de todo el conjunto de los ungulados, para situar al grupo dentro de un marco más amplio y comprender su posición sistemática y filogenética dentro de los euterios. A continuación se dedica un apartado al estudio de los caracteres más importantes de los artiodáctilos, que los configuran como grupo diferenciado de las demás órdenes. Dichos caracteres se refieren sobre todo a la dentición y al aparato locomotor.

Finalmente se consideran las relaciones filogenéticas propiamente dichas, que sirven de base para exponer la clasificación del grupo. El apartado dedicado a la discusión de la clasificación ocupa una relativa extensión, puesto que ha sido objeto de controvertidas discusiones y se ha creído así interesante, exponer diferentes puntos de vista sobre la misma. El objeto de estas discusiones es, precisamente, establecer una clasificación realmente natural, es decir con base en el estudio de la Filogenia.

A este respecto cabe recordar que, "la evolución es una ciencia eminentemente doctrinal que indaga las causas y busca la explicación del porqué de la aparición o desaparición de formas o grupos de organismos, desde todos los campos de la Biología. La Filogenia no busca la explicación causal, sino únicamente las afinidades entre organismos o grupos de ellos; su pretensión es establecer las relaciones que tienen entre sí, de modo razonado o probado, tales grupos sistemáticos. Para cumplir dichos fines ha de utilizar la Filogenia fuentes diversas y basarse, sobre todo, en los mismos pilares que la Sistemática (.....). La clasificación natural de los seres vivos debe ser en rigor su filogenia" (ALVARADO, GADEA y DE HARO, 1969).

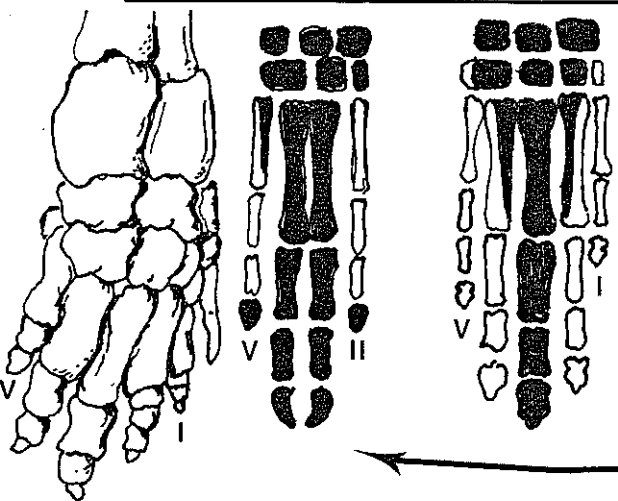
2. Características generales de los ungulados.

Tal como señala ROMER (1945) al término de "ungulado" no es enteramente distintivo. En efecto, dentro de esta categoría se agrupan típicamente los animales provistos de pezuñas en la parte distal de sus extremidades. Sin embargo incluye también otros grupos que tienen garras, como los hiracoideos, o incluso otros que son acuáticos y tienen sus extremidades adaptadas a este medio como los sirénidos..

También FRECHKOP (1958), exponiendo una definición clásica de los ungulados, nos señala las numerosas excepciones que se encuentran en la misma: "mamíferos monodelfos, cuadrúpedos y terrestres (excepto los hiracoideos o damanes, secundariamente arborícolas y también los hipopotámidos, semi-acuáticos), unglígrados, salve los camélidos, que son falangígrados, y los hiracoideos, que son plantígrados, esencialmente vegetarianos, salvo los suidos, que son omnívoros y Orycteropus -el cerdo hormiguero de África-, adaptado a comer insectos como su nombre indica; siendo además, todos ellos distintos de los roedores". No cabe la menor duda que, tal definición, tan nutrida de excepciones de todo orden, permitiría concluir a FRECHKOP que puede llegarse a esta misma definición por eliminación de las otras grandes subdivisiones de

(prosigue en pág. 13)

		Miembro anterior					Miembro posterior							
Cinturas		Escapular: escápula y coracoides					Coxales: ilion, isquion y pubis							
Estilopodio		húmero					fémur							
Zeugopodio		Radio			Ulna (cúbito)		Tibia			Fíbula (peroné)				
A U T O P O D I O	B A S I P O D I O	Serie próxima		Sector radial Escafoides lunar			Sector ulnar Cunei- forme		Sector tibial Astrágalo		Sector fibular Calcáneo			
		Serie central		Central del prepollex					Central del pre-hallux		Escafoides o navicular			
	Serie distal		P R E P O L L E X	Trape- cio	Trape- zoide	Capita- tum	U n c i n a t u m		P R E H A L L U X	Endocu- neiforme	Mesocu- neiforme	Ectocu- neiforme	Cuboides	
	Metapodio			1 metacar- piano	2 metacar- piano	3 metacar- piano	4 metacar- piano	5 metacar- piano		1 metatar- siano	2 metatar- siano	3 metatar- siano	4 metatar- siano	5 metatar- siano
	Acropodio			pollex	2 dedo	3 dedo	4 dedo	5 dedo		Hallux	2 dedo	3 dedo	4 dedo	5 dedo



Pié anterior
embrión de
elefante

Organización taxópoda de ambos miembros (Mesaxonia)

Radio			Ulna	
Escafoides	Lunar	Triquetrum		
Trape- cio	Trape- zoide	Capita- tum	Hamatum	
1 met.	2 met.	3 met.	4 y 5 met.	

Tibia		Fíbula
Astrágalo		Calcáneo
navicular		cuboides
mesocun.	ectocun.	
2 met.	3 met.	4 met.

Organización diploartria de ambos miembros (Paraxonia)

Radio			
escafoides	lunatum		triquetrum
capitatum		hamatum	
3 met.		4 metacar.	

Tibia			
Astrágalo		Calcáneo	
navicular		cuboides	
meso- cun.	ectocun.		
2 met	3 met.	4 met.	5 met.

Resumen intercalado referido a la organización del esqueleto
de los miembros pares en los mamíferos

Se expone en adjunta página. Su adecuada interpretación requiere sin duda algunas advertencias previas y un adecuado nomenclator de sinónimos.

El esquema pretende ser general, habiéndose intercalado huesos de difícil homologación por su origen sesamoideo. A veces permanentes en el adulto, pero sólo correspondiente a grupos concretos, como el pisiforme o hueso accesorio. En otros casos (prehallux y huesos centrales del basipodio correspondientes), aparecen sólo temporalmente durante el desarrollo embrionario de grupos aparentemente primitivos (elefantes y damanes). Prescindiremos de ellos en el texto que sigue.

La complejidad nomenclatorial para establecer un adecuado sistema de homologías utilizado en el texto empieza en el zeugópodo (antebrazo y pierna) y alcanza notable complicación en el basipodio, segmento que corresponde a la muñeca (carpo) y al tobillo prolongado este último a la base del pie (tarso).

Sendo par de huesos constituyen el eje del zeugópodo: el radio y la ulna (o cúbito), para el miembro anterior y la tibia y la fíbula (o peroné) para el miembro posterior. Ambos huesos se prosiguen en las formas primitivas, respectivamente por el sector interno o radial y tibial, hasta los tres primeros dedos de mano o pie y respectivamente por fuera, constituyendo los sectores ulnar y fibular, hasta los dedos 4º y 5º de cada miembro.

Longitudinalmente los dos basipodios diferencian tres series de huesos de orientación transversal; algunos con elementos diferenciados, otros ya desaparecidos:

Serie próxima: Representada en el miembro anterior por el escafoides, el lunar y el cuneiforme (más el sesamoide pisiforme). Solamente el cuneiforme representaría el sector ulnar; los dos primeros se articularían originalmente con el radio. En el pie, no aparecería escafoides y sólo el sector tibial estaría ocupado por el astrágalo y el externo o fibular por el calcáneo.

Serie central: Ningún hueso la representaría en la muñeca, pero si el navicular en el lado interno, articulado con el astrágalo.

Serie distal: Cuando se conservan los cinco dedos funcionales, el sector interno de la muñeca estaría constituido por el trapecio, trapezoide y capitatum, mientras que el uncinatum se articularía con el cuneiforme. En el pie, también aparecerían tres internos, endo, meso y ectocuneiforme y uno externo, el cuboide, que ocuparía todo el espacio intermedio y distal. Los tres primeros de cada serie, se articularían respectivamente con los metacarpianos o metatarsianos 1 a 3 y el sendo externo con los metacarpianos y metatarsianos 4 a 5.

Las variantes nomenclatoriales y algunas homologías podrían ser las siguientes:

Escafoides de la muñeca, también se ha llamado navicular, radial y carporadial. Lunar, también llamado lunatum, semilunar o hueso intermedio.

Cuneiforme de la muñeca, se llama también piramidal o triquetrum; pero también ulnar, cubital o carpo-cubital, por razones obvias.

Pisiforme: sería también conocido como subcarpiano accesorio u "os carpi accessorium vel flexorum".

Astrágalo, equivale al tibial, quizás por desaparición del verdadero tibial, pero equivale al intermedio y quizás se habría asociado al central.

Calcáneo (=del talón o calcañal), es el verdadero fibular.

Navicular, sería el escafoides del pie, también llamado central e intermedio.

Trapecio, también llamado: "multiangulum major", trapezium o primer carpiano.

Trapezoide, sería el "muntiangulum minus" o trapezoideum.

Capitatum, también magnum o simplemente "hueso grande".

Uncinatum (=unciforme) llamado en el hombre "hueso ganchudo", estaría constituido por dos puntos o centros de osificación (se supone del 4º y 5º carpianos); se llama también hamatum.

Cuneiformes del pie, se llaman también 1º, 2º y 3º.

Por último, sendos esquemas adjuntos, indicarían en negro los huesos que se conservan en la línea artiodactila frente a la perisodactila o mesoaxonia.

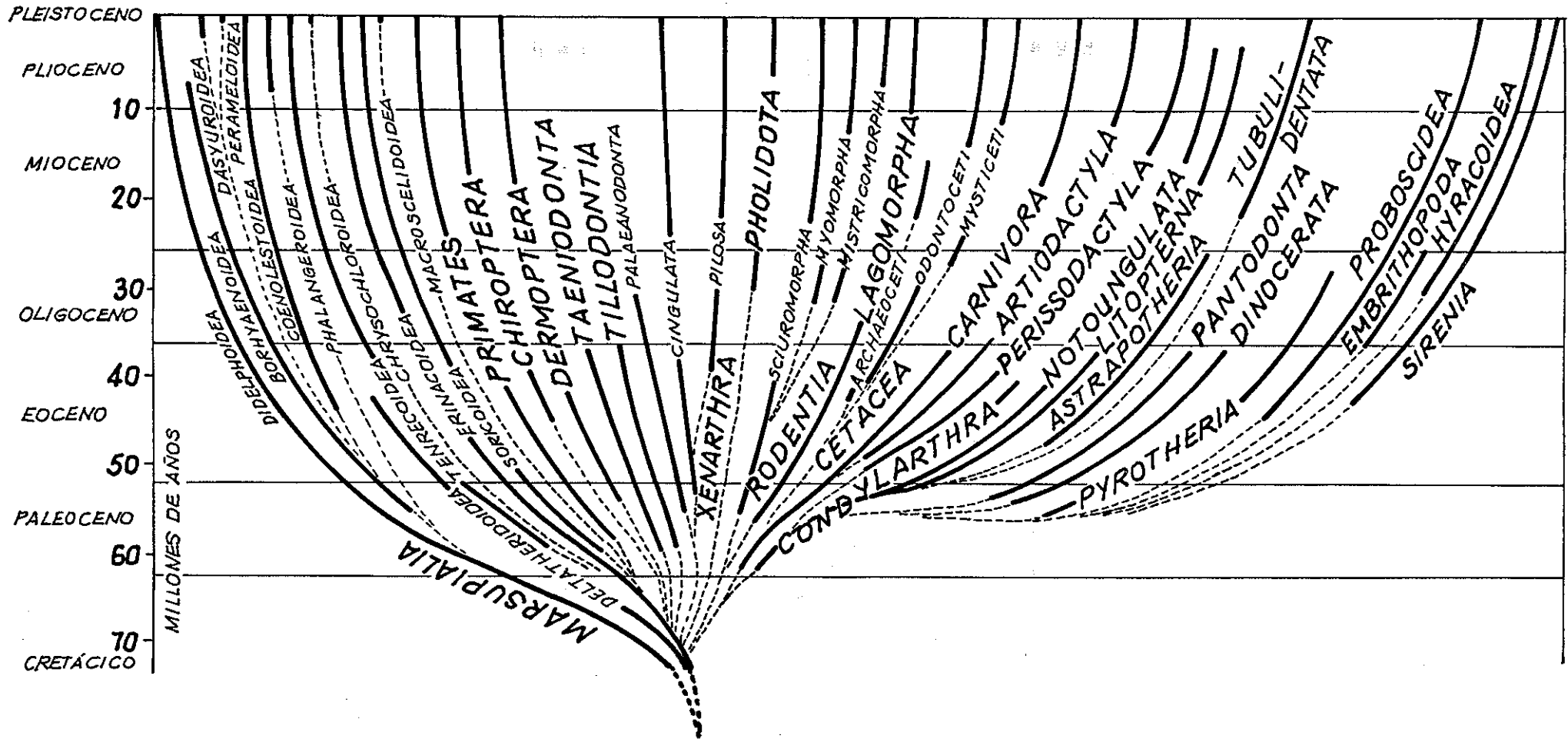


Fig. 4. Esquema que muestra las afinidades probables de los órdenes de mamíferos (mayúsculas grandes) y las subdivisiones de algunos de los órdenes más primitivos (mayúsculas menores). Tomado de YOUNG (1971).

la clase mamíferos.

Sin embargo, a pesar de las imprecisiones que puede suponer la adopción de un término tan cómodo y consagrado como el de ungulado, también es verdad que, en el proceso de transformación de un placentado primitivo en un herbívoro evolucionado, han tenido lugar una serie de cambios estructurales que es preciso destacar. Estos cambios se refieren sobre todo a la dentición y al aparato locomotor.

A) Dentición: El modelo triangular original del molar triconodonte, con las tres cúspides características (protocono, metacono y paracono), se convierte en un modelo cuadrado por adición de un hipocono, en el molar superior y de un hipocónido o talón, en el inferior. En estadios posteriores se puede llegar a molares con cinco y seis cúspides. Tal sería la teoría de la trituberculía que se resume en la figura 1 y se detalla en oportuno glosario.

Por otro lado, las cúspides o conos agudos propio de los carnívoros, por ejemplo, se transforman en conos bajos aumentando la superficie trituradora: bunodontios (suidos). Posteriormente se desarrollan crestas o lofos entre las cúspides y, la superficie trituradora deviene así completamente plana por el desgaste. Si las crestas son longitudinales, da lugar a figuras en forma de media luna: selenodontia (propia de los rumiantes). Si los lofos (o crestas) se forman transversalmente, se obtendría la lofodontía propia de los équidos.

También, el conjunto del diente se va rodeando de cemento (hueso), de modo que las crestas tienen un soporte a medida que se desgastan y mantienen continuamente una superficie rugosa para triturar. Los dientes de corona baja o braquiodontos, se transforman así en dientes de corona alta, de crecimiento largo y con el canal pulpar abierto durante largo tiempo (hipsodontos), característicos de los herbívoros.

Los incisivos se especializan en cortar o "segar" el alimento. Los colmillos pueden faltar formando un diastema y la articulación de la mandíbula con el cráneo se realiza generalmente mediante una faceta aplanada que permite la acción rotatoria de la mandíbula, como una adaptación más a la alimentación herbívora.

B) Aparato locomotor: A pesar de que en numerosos casos se desarrollan en los ungulados armas defensivas como colmillos, cuernos y astas, la mayoría de veces su seguridad se basa en el desarrollo de una locomoción velóz. Para ello las extremidades se han alargado por el levantamiento de los dedos, pasando primero a la locomoción digitígrada y más adelante a la unguígrada (8).

Así pues, dentro de esta tendencia de los animales corredores, son característicos: el alargamiento y adelgazamiento de los huesos de los miembros; reducción o pérdida de la fíbula y ulna; acortamiento del húmero y femur y alargamiento del resto (radio, tibia y metapodios (9)). Prácticamente el miem

(8) Nota de la redacción: Las patas se especializan en el balanceo hacia delante y hacia atrás, en plano paralelo al sagital y por tanto la osificación clavicular carece de finalidad.

(9) Los miembros anteriores de los ungulados están en permanente posición de pronación, es decir el radio ha cruzado definitivamente el cúbito (ulna).

bro no tiene capacidad para rotar y los tarsianos y carpianos se van ordenando en un plano articulado, en el cual cada metapodiano alargado encaja en dos de estos huesos, lo que permite al pie un soporte mejor del peso del cuerpo. Especialmente característica es la tróclea del astrágalo, en forma de polea, profundamente acanalada en los artiodáctilos y también ya muy marcada en los perisodáctilos, (los primeros tienen la superficie distal y proximal en forma de polea, mientras que los segundos tienen la distal plana y la proximal acanalada).

Con la locomoción unguilgrada, los dedos más laterales, cuando no cumplen con su función de apoyo sobre el suelo, se reducen y a veces desaparecen. Paralelo a este fenómeno, se da otra circunstancia que precisamente sirve de base para una subdivisión de los ungulados tal como propuso MARSH en 1884 (GRASSE, 1955): si el eje del miembro pasa por el 3er. dedo (=mesaxonía) la reducción tiene lugar según un número impar de dedos, como en los perisodáctilos, entre los cuales los équidos conservarían tan sólo el dedo central. Si el eje de simetría pasa entre el 3er. y 4º dedo (=par-axonía), la reducción deja un número par de dedos, ya sea cuatro (suidos, cérvidos, bóvidos) ó dos (giráfidos y camélidos) como se esquematiza en la figura 2.

A parte de la tendencia al desarrollo de animales corredores dentro de los ungulados, hay que tener también en cuenta la tendencia al desarrollo de animales llamados "graviportales", que serían los grandes y de gran peso. En estos las patas están ordenadas según un plan distinto a los anteriores (corredores). Los huesos de los miembros tienen gran sección transversal y los metapodios están poco alargados, conservando varios dedos para suministrar amplios soportes para los pilares (elefante, rinoceronte). La pelvis tiende a amoldarse a la cabeza del femur, de tal forma que, éste se apoye más bien por debajo que por el lado.

En general, los miembros posteriores de los ungulados son principalmente propulsores, mientras que los anteriores tienen por misión soportar el peso del cuerpo, con modificación correlativa de la columna vertebral, provista de grandes espinas neurales (apófisis espinosas) sobre el sector corporal de las patas anteriores.

Para la protección de los dedos se desarrollan pezuñas características, con la falange terminal ensanchada y la uña modificada para rodearla, con almohadilla por debajo.

Otra característica importante de los ungulados es que el sistema digestivo posee generalmente alguna cámara en la que puede tener lugar la acción bacteriana sobre la celulosa, pero este carácter ha evolucionado independientemente en los diversos grupos. Así, en los artiodáctilos, se realiza en el estómago, mientras que en los perisodáctilos es en el ciego intestinal.

C) Filogenia y clasificación de los ungulados.- Como dice LAVOCAT (1958), "la clasificación está estrechamente ligada a la misma noción de génesis de los seres vivos". El origen -y por tanto la clasificación de los ungulados-, es objeto de una de las polémicas más contravertidas, sobre todo entre paleontólogos y zoólogos (a este respecto basta consultar "Coloquio sobre sistemática y biología de los ungulados", publicado en 1958 en el vol. 22 de Mammalia). Posiblemente, el centro de esta discusión reside en el establecimiento de la cohorte Ferungulata por SIMPSON en 1945 y a él parece obligado referirse.

Haciendo un poco de historia, podemos decir que los primeros intentos de agrupar los numerosos órdenes de mamíferos en categorías taxonómicas superiores, para las que se propuso el nombre de cohorte, se deben a Linné, que estableció los tres grupos siguientes:

Unguiculata: Mamíferos con uñas o garras. En ellos estaban comprendidos los carnívoros y Roedores.

Ungulata: Animales con pezuñas.

Mutica: Cetáceos.

Cuvier en 1800, coincide esencialmente en estas categorías.

El problema surge cuando Matthew, desde una perspectiva filogenética, concluye que: toda la evolución de los placentarios parece haberse desarrollado según dos grandes series, una que parte de un estadio protoinsectívoro y otra de un estadio proto-creodonto (v. fig. 3).

Poco después, SIMPSON -recogiendo este criterio en 1945-, propone para las dos ramas de esta dicotomía fundamental el nombre de Unguiculata, comprendiendo insectívoros, quirópteros, desdentados, primates y grupos afines y, por otro lado los Fer-ungulata, que comprendería a los carnívoros y los ungulados.

Los roedores y lagomorfos, completamente evolucionados en el Eoceno, los supone separados precozmente, por lo que merecerían un grupo aparte: cohorte Glires. Al igual que los Cetáceos, cohorte Mutica, que conservan el nombre original, aunque inadecuado, puesto que se comunican mediante sonidos.

Los ungulados se han agrupado juntos, durante largo tiempo, debido a sus características comunes de dieta herbívora y pies con pezuñas, sin embargo incluyen grupos tan distintos como los artiodáctilos y los perisodáctilos. Estos últimos, junto con gran parte de los otros órdenes de ungulados se les supone derivados de un grupo fósil del Paleoceno y Eoceno: los Condylarthra.

El origen de los artiodáctilos permanecería así, incierto, sin embargo más recientemente se ha demostrado su parecido con los creodontos o carnívoros primitivos. Por otra parte, YOUNG (1971) dice que "incluso creodontos y condilartros son en muchos aspectos semejantes y, en la actualidad, parece probable que todo el grupo constituya una sola unidad, que no se separó de la población ancestral euteria/insectívora hasta fines del Cretácico o Paleoceno, probablemente como una estirpe carnívora. Algunos elementos divergieron entonces, casi enseguida, para formar los condilartros, partiendo quizás, de especies que ya poseían pezuñas, las cuales, más tarde, darían lugar a los artiodáctilos", (fig. 4).

También ROMER (1945) coincide en que, a la condición genérica de ungulado se ha llegado por varias líneas y que "probablemente una vaca puede estar tan relacionada con un león como con un caballo".

Gran número de autores, comparten las ideas de SIMPSON, la mayoría son paleontólogos, (LAVOCAT, YOUNG, entre otros). Pero, los zoólogos, como FRECHKOP, no parecen compartir esos puntos de vista: "la reunión de los cuatro superórdenes de ungulados con el superorden de carnívoros (Ferae), puede ser cómodo para las especulaciones filogenéticas, pero para la Biología, confundir,

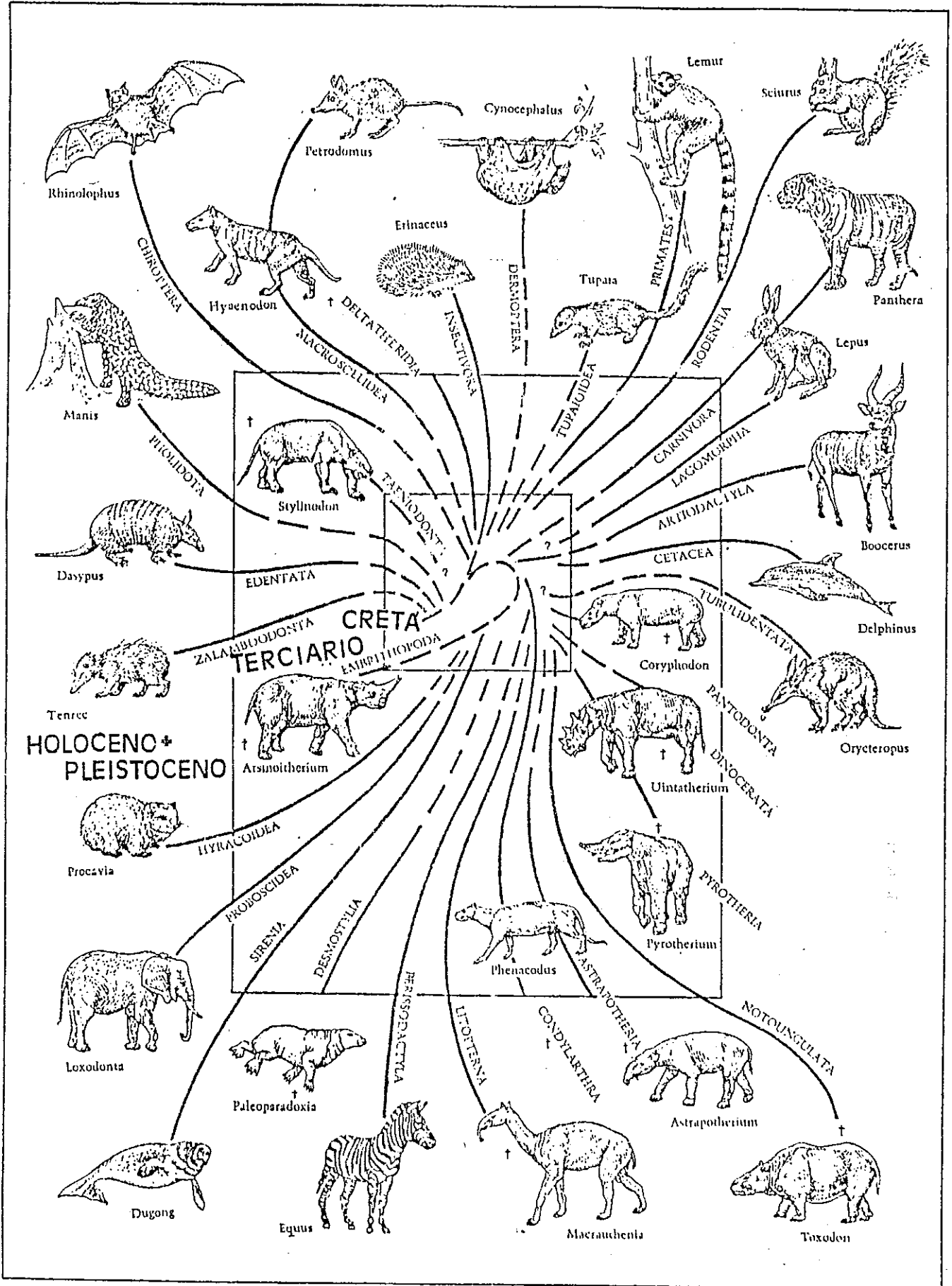


Fig 5

los lobos con las ovejas es menos útil", (FRECHKOP, 1958). También GRASSE (1955), elude en su clasificación a la cohorte Ferungulata.

Así pues la clasificación propuesta por SIMPSON y recogida por YOUNG (1971), sería la siguiente (el signo + indica grupo fósiles):

Cohorte Ferungulata, comprendiendo cinco super-órdenes:

Super Orden 1. Ferae, comprendiendo un sólo orden y 3 subórdenes, uno desaparecido:

0. Carnívora: con tres subórdenes: Creodonta (carnívoros primitivos), Fissipeda (terrestres actuales) y Pinnipeda (marinos).

Super Orden 2. Protoungulata o primeros ungulados:

- + 0.1.- Condylarthra (Paleoceno-Eoceno, se les supone una línea filética común con los creodontos; gén. Phenacodus).
- + 0.2.- Notoungulata (Sudamérica y Asia)
- + 0.3.- Litopterna (")
- + 0.4.- Astrapotheria (")
- 0.5.- Tubulidentata (un sólo gén. Orycteropus, cerdo hormiguero de África).

Super Orden 3. Paenungulata ("casi ungulados"; descienden de los condilartros).

- 0.1.- Hyracoidea (damanes)
- 0.2.- Proboscidea (elefantes)
- + 0.3.- Pantodonta (Paleoceno-Eoceno de Europa, Asia y América).
- + 0.4.- Dinocerata (Eoceno; "graviportales"; con los anteriores constituían los amblípodos).
- + 0.5.- Pyrotheria (Sudamérica, semejantes a elefantes).
- + 0.6.- Embrithopoda (África, grandes y cornudos).
- 0.7.- Sirenía (adaptados a la vida acuática).

Super Orden 4. Mesaxonia:

0. Perissodactyla

Super Orden 5. Paraxonia:

0. Artiodactyla

En relación con esta clasificación, conviene tener en cuenta el árbol filogenético de la fig. 4, en el cual se nos muestra las afinidades de los artiodáctilos con los carnívoros por un lado, y el del resto de los ungulados con un tronco condilartro común, a su vez emparentados con los anteriores por medio de la serie Creodonta (que no figura indicada en el gráfico).

La clasificación propuesta por GRASSE (1955) sigue más o menos la anterior, con modificaciones significativas. Así, elude la cohorte Ferungulata y agrupa a los ungulados en dos superórdenes:

- El superorden Protoungulata, que coincide con el de SIMPSON a excepción del 0. Tubulidentata; incluyendo en cambio, los órdenes Condylarthra, Litopterna, Notoungulata y Astrapotheria.

- Superorden Ungulata, que incluiría a todos los demás, es decir artiodáctilos, perisodáctilos, tubulidentados y los penungulados de SIMPSON.

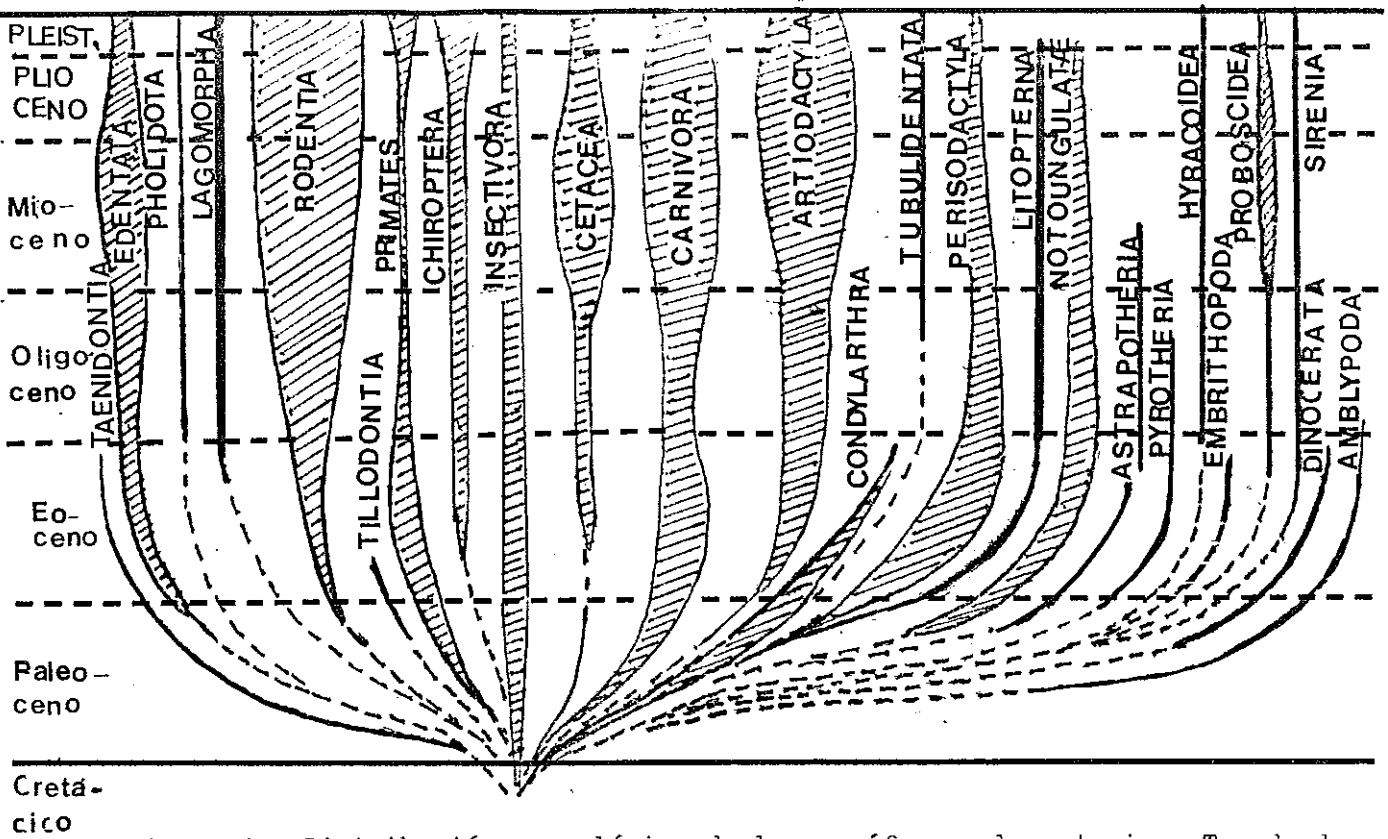
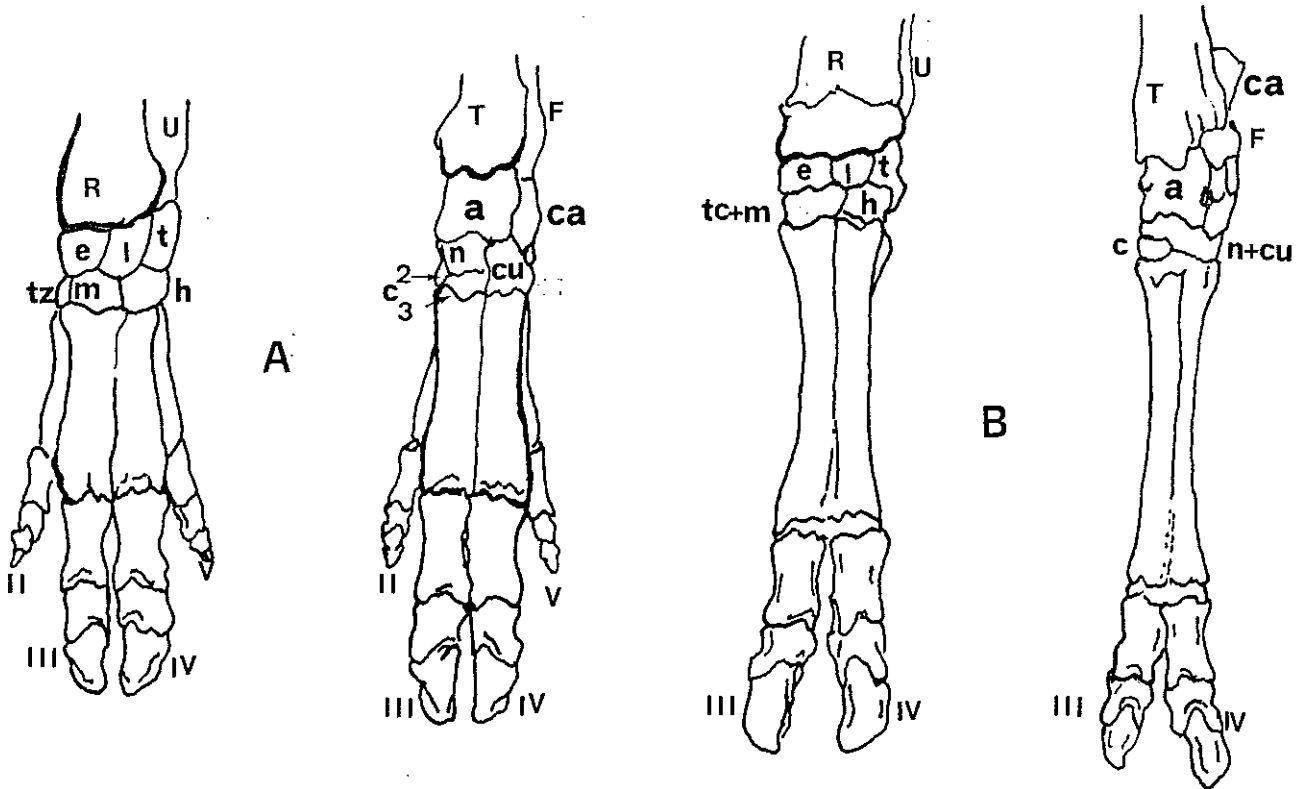


Figura 6.- Distribución cronológica de los mamíferos placentarios. Tomado de ROMER (1945).

Figura 7.- Esqueleto de la pata anterior y posterior del cerdo y del buey. Tomado de GRASSE (1955).

Huesos del basipodio: a, astrágalo; c, 2 y 3, cuneiformes; ca, calcáneo; cu, cuboides; e, escafoides; h, hamatum; l, lunatum; m, capitatum o hueso grande; n, navicular; t, triquetrum; tz, trapezoide.



Huesos del ceugopodio: F, fibula o peroné; R, radio; T, tibia; U, ulna o cúbito.

Otras clasificaciones como la de ROMER (1945) o PIVETEAU (1961), podrían considerarse menos "comprometidas", pues los órdenes de placentarios no están incluidos en categorías sistemáticas superiores, se exponen uno detrás de otro en una ordenación más de tipo colateral.

Ejemplo de este tipo de clasificación puede corresponderse con el cuadro evolutivo propuesto por THENIUS, en las cuales las relaciones entre los grupos son más inciertas (fig. 5).

En cuanto a la abundancia relativa de los distintos grupos a lo largo de los períodos geológicos, YOUNG (1971) propone: "a grandes rasgos, puede decirse que el protoungulado es el principal tipo mamífero herbívoro del Paleoceno y, el penungulado, el del Eoceno. Los perisodáctilos, incluyendo caballos, rinocerontes, tapires y ciertos tipos primitivos extinguidos, representan una tercera fase de expansión o proliferación en el Oligoceno-Mioceno, que suplantó a los penungulados, luego, a su vez, substituidos por los artiodáctilos en Plioceno, Pleistoceno y Actual. Es evidente que este análisis debe ser tomado sólo como una aproximación muy tosca, especialmente porque se da sin el soporte de los datos cuantitativos que evidentemente requiere. Está sujeto a muchas excepciones; por ejemplo, el gran desarrollo de los elefantes en tiempos postmiocénicos (fig. 6).

En relación con la antigüedad de los ungulados actuales, sería interesante recabar la atención sobre el trabajo de FRIANT (1954), el cual estudia a los caracteres cerebrales de cinco órdenes (no considera a los tubulidentados). A este respecto dice que los proboscideos son los ungulados más arcaicos. Los hiracoideos son también bastante primitivos, como lo demuestra el aspecto arqueado de la suprasyllvia. Los perisodáctilos son igualmente arcaicos (altura de los hemisferios, posición de la splenial y la coronal), pero presentan algunas características de evolución propias (insula, suprasyllvia, surcos complicados del neopallium, etc.). Los artiodáctilos serían muy heterogéneos: así cuentan con grupos de caracteres cerebrales muy primitivos (suidos), junto a otros evolucionados (bóvidos). Los sirénidos, se aproximan un poco por sus surcos cerebrales a los estadios fetales de los bóvidos.

Cabe concluir que sus resultados coinciden esencialmente con las aportaciones de la Paleontología, aunque llama la atención la posible proximidad de bóvidos y sirénidos.

3. Características generales de los artiodáctilos o Paraxonia.

Es muy probable que el éxito actual de los Artiodáctilos como grupo se deba a una múltiple combinación: rapidez del movimiento de las patas; agudeza de los sentidos y buen desarrollo del cerebro; eficacia de los mecanismos para cortar y triturar hierba; y, sobre todo, desarrollo de un complejo estómago que permite la digestión de la celulosa por simbiosis. Sin embargo, dos familias sobreviven sin estas especializaciones, los cerdos y los hipopótamos, los cuales podrían darnos cierta idea de las condiciones del grupo en el Eoceno, demostrando así, el carácter primitivo de estas dos familias.

Así pues, se revisan dichos caracteres más importantes, viendo también las diferencias más notables que puede haber entre un grupo y otro, dentro del orden.

A. Esqueleto apendicular: Como ya se dijo, los Paraxonia son ungulados en los cuales el eje de las extremidades pasa entre el III y IV dedo de cada pie. Estos tienen una longitud prácticamente igual (con alguna ligera excepción en el hipopótamo y el camello bactriano). Son también más largos que los dedos laterales (II y V), a menudo reducidos o atrofiados, mientras que el primer dedo no existe en los géneros recientes (fig. 7).

- Los huesos del carpo y tarso muestran una diplartría perfecta, sobre todo en las extremidades posteriores. La diplartría es un fenómeno ligado a la paraxonía, en contraposición con la taxopodía considerada, más primitiva, ligada a la mesaxonía. Se llama taxopodía cuando el 3er. y el 4º carpianos, respectivamente capitatum y hamatum están en la misma respectiva línea vertical que el intermedio (lunatum) y el carpocubital (triquetrum). En la diplartría los carpianos distales se han desplazado hacia el borde interno del pie de manera que un elemento del carpo proximal (el intermedio) se apoya sobre dos carpianos distales (3º y 4º) (fig. 2). Con los huesos tarsianos sucede algo parecido. Así, en la taxopodía el astrágalo se apoya sobre el central (navicular), mientras que en la diploartría se apoya sobre el central y el 4º tarsiano (cuboides) (10).

- En el carpo de los artiodáctilos los tres elementos proximales están siempre separados, pero en la fila distal al magnum (3er. carpiano o capitatum) y trapezoide (2º) se fusionan en varios tipos evolucionados para soportar el 3er. metacarpiano, mientras el hamatum (4º) soporta el 4º metacarpiano.

En los huesos del tarso también se dan numerosas fusiones según los grupos (fig. 8).

- En los Paraxonia recientes los metapodios III y IV se sueldan en un sólo hueso llamado caña, que en el curso de la evolución se forma antes en las patas traseras que en las delanteras. En los suidos no se ha formado (fig. 7), excepto en los pecaris, en donde hay un principio de formación.

- El cúbito normalmente se reduce a su parte olecraniana y es el radio el que se apoya sobre la totalidad de los carpianos proximales (excepto en el acceso rio), cosa que no ocurría en los Mesaxonia. En el miembro posterior, la tibia se desarrolla en detrimento del peroné, el cual a veces no es más que un rudimento, que se articula en muchos casos con el calcáneo.

- El astrágalo es el hueso más característico del esqueleto: tanto la superficie inferior como la superior están acanaladas, lo cual da gran libertad de movimiento al tobillo.

(10) Nota de la redacción: En el curso de la probable evolución de los ungulados, el radio (menos robusto y cruzado en el elefante con el cúbito), gana importancia progresiva, articulándose su epífisis próxima, casi enteramente con el total de la superficie articular del húmero; más adelante sigue su desarrollo en detrimento del cúbito, que se reduce al codo. En los Mesaxonia, la epífisis distal del radio se apoya ya sobre dos elementos de la serie proximal de los carpos (escafoides y lunar). En los Paraxonia en cambio, se apoya también en el tercer elemento, de la misma serie, es decir: el triquetrum (v. fig. 2). El proceso de rotación del miembro anterior alrededor de un eje vertical, se explica así, por el cabalgamiento de la serie distal de los huesos carpales, sobre la proximal o básica de estos últimos. La disposición más simple (sin que obligatoriamente deba ser la más primitiva), llamada taxipodía, habría cedido convencionalmente paso a la diploartría.

B. Otras características del esqueleto:

- El femur no tiene 3er. trocanter como en los perisodáctilos.
- El número de vértebras torácicolumbares no sobrepasa las diecinueve, en los géneros recientes. Siendo las torácicas de 15-16 en los hipopótamos, 12 en los camélidos y de 13 a 14 en los demás.
- Excepto en la familia de los suidos, la órbita está a menudo separada de la fosa temporal y forma un anillo completo; por otro lado, la sutura entre el frontal y el malar (yugal) impide al temporal alcanzar a la órbita (v. FRECHKOP, 1958).
- El plano del paladar y la base del neurocráneo forman generalmente un ángulo acusado. Los frontales tienden a ser largos y los parietales, por el contrario, reducidos.
- Una de las características de gran parte de los artiodáctilos rumiantes es la presencia de cuernos. Estos se forman a partir de tejido óseo de origen dérmico (hueso cornudo) que se une al frontal y crece, constituyendo un pivote. Dicho pivote puede estar recubierto de piel velluda (jirafa) o de un estuche córneo, que presenta formas muy diferentes. A estos últimos se les llama cavicornios, en contraposición a los cervicornios, provistos de astas que caen cada año. En el berrendo (Antilocapra), el estuche córneo cae también cada año, permaneciendo el pivote óseo.
- En algunos rumiantes sin cuernos (tragúlidos) y en los suidos, los caninos se han desarrollado a modo de defensas.
- No tienen clavículas como todos los ungulados; constitución relacionada con la especialización a la carrera.

C. Dentición:

- En los rumiantes los caninos inferiores han adquirido forma de incisivos y se han aproximado a ellos, dejando un espacio libre o diastema.
- Los incisivos superiores han desaparecido por lo general y el corte de la hierba se hace mediante los inferiores y la encía endurecida.
- Los premolares no se han molarizado como en los perisodáctilos, pero los molares se han alargado para aumentar la superficie trituradora.
- Los dientes, primitivamente de corona baja, se han convertido en hipsodontos en muchas formas.
- Como en otros herbívoros los molares casi siempre adaptan el modelo de cuatro cúspides. Cabe destacar la presencia de molares bunodontos en los más primitivos, como en los cerdos; pero normalmente cada cúspide desarrolla una cresta en forma de medialuna, dando el típico modelo selenodonto de los artiodáctilos evolucionados. En este proceso las cúspides externas tienden a desarrollar las crestas antes que las internas, dando el modelo bunoselenodonto de varias formas fósiles (fig. 9).

Por otra parte, en los molares superiores se encuentra otra característica peculiar. En muchos mamíferos la cúspide posterointerna del molar con cua-

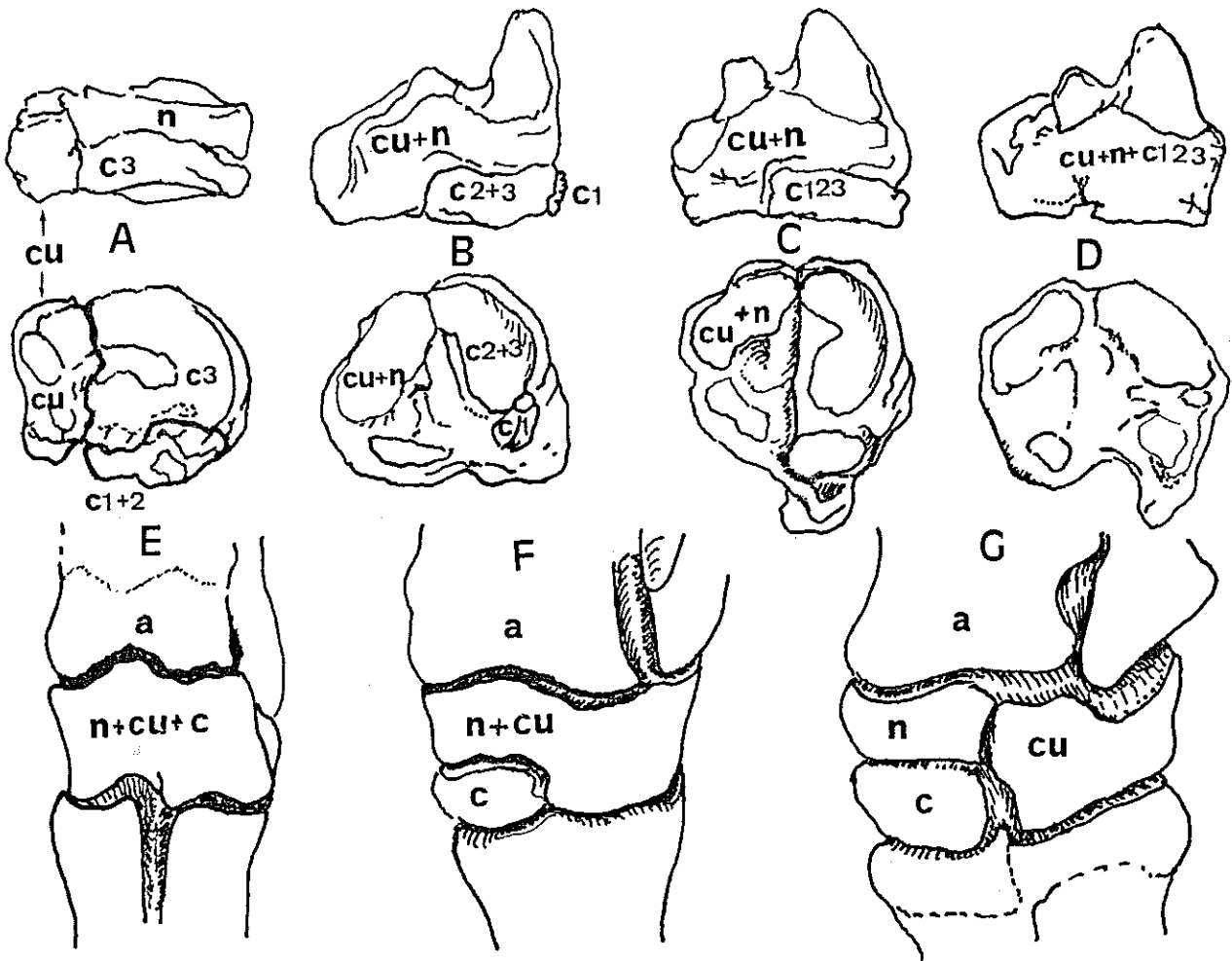


Figura 8.- Soldaduras y relaciones entre huesos del tarso. A, Equus; B, Bos; C, Giraffa; D, Okapia; E, Tragúridos, Pudu y Muntiacus entre los cérvidos; F, en la mayor parte de los cérvidos y los bóvidos y también en la girafa; G, camélidos. a, astrágalo; c, cuneiformes; cu, cuboides; n, navicular o escafoide. Tomado de GRASSE (1955 y 1967).

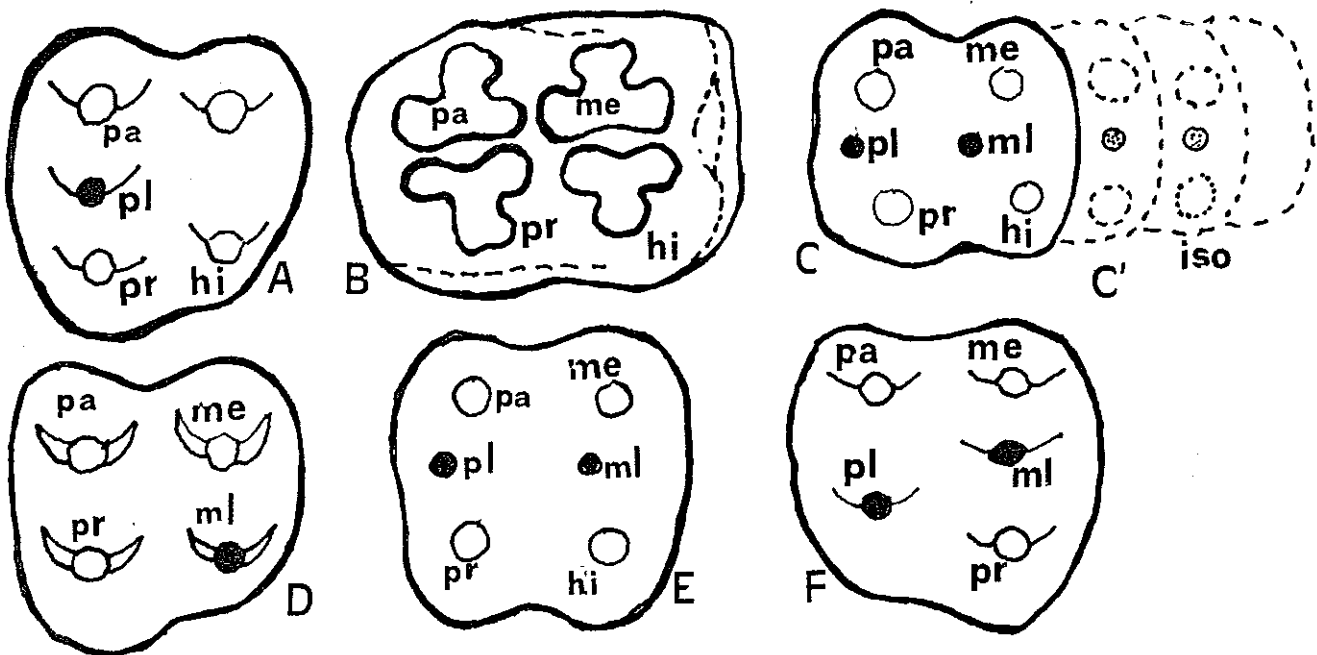


Figura 9.- Esquemas de diferenciación de la superficie triturante de molares superiores paraxonios (izquierdos). A, bunoselenodontos; B, hipopotámidos; C, suidos; C', en suido evolucionado; D, selenodontos; E, hipoconíferos. iso, isómeros que se añaden al prototipo; hi, hipocono; me, metacono; ml, metacónulo; pa, paracono; pl, paracónulo; pr, protocono.

tro cúspides es normalmente el hipocono. Sin embargo el hipocono se encuentra en pocos artiodáctilos primitivos (por ej. en Dichobune). En la gran mayoría del grupo, incluyendo las formas vivas, la cúspide posterointerna no es el hipocono sino un metacónulo.

En muchas formas eocenas se encuentran molares con cinco cúspides, con protocono, protocónulo y paracono en la mitad anterior, e hipocono y metacono en la mitad posterior (por ej., en los bunoselenodontos, tales Anthracothe-rium, Anoplotherium, Xiphodon, etc). Hacia el final del Eoceno el protocónulo desaparece en muchas líneas, dejando las cuatro cúspides definitivas de los selenodontos.

D. Estómagos y otros órganos: La complicación del estómago es común a todos los artiodáctilos. En los cerdos e hipopótamos hay una bolsa junto a la abertura del esófago y, el conjunto del lado cardíaco segrega sólo mucus, mientras que en el lado derecho se produce la pepsina. El estómago de los rumiantes está dividido en cuatro cámaras: panza, redecilla, libro y cuajar. Las tres primeras están recubiertas de epitelio estratificado de tipo esofágico, mientras que el cuajar es el verdadero estómago con glándulas de pepsina. En los tilópodos sólo existen tres cámaras pues no hay separación externa entre el libro y el cuajar.

La lengua es grande, muy móvil, extensible y aguda, lo cual coopera al mecanismo cortante y de trituración.

- El encéfalo está bastante bien desarrollado. Si bien en los cerdos e hipopótamos es relativamente pequeño como en las formas primitivas.

- El sentido del oído es agudo. Tienen ojos grandes con pupila horizontal; en los rumiantes se conserva esta posición sea cual sea la correspondiente a la cabeza. El órgano olfativo está bien desarrollado. El número de mamas es de dos pares, excepto en Sus que tiene varios pares.

- Poseen un complicado sistema de glándulas olorosas en la cabeza, entre los dedos, en la región inguinal y a veces en el ano, que intervienen en sus relaciones sexuales y vida social, la cual a menudo, está organizada de forma compleja.

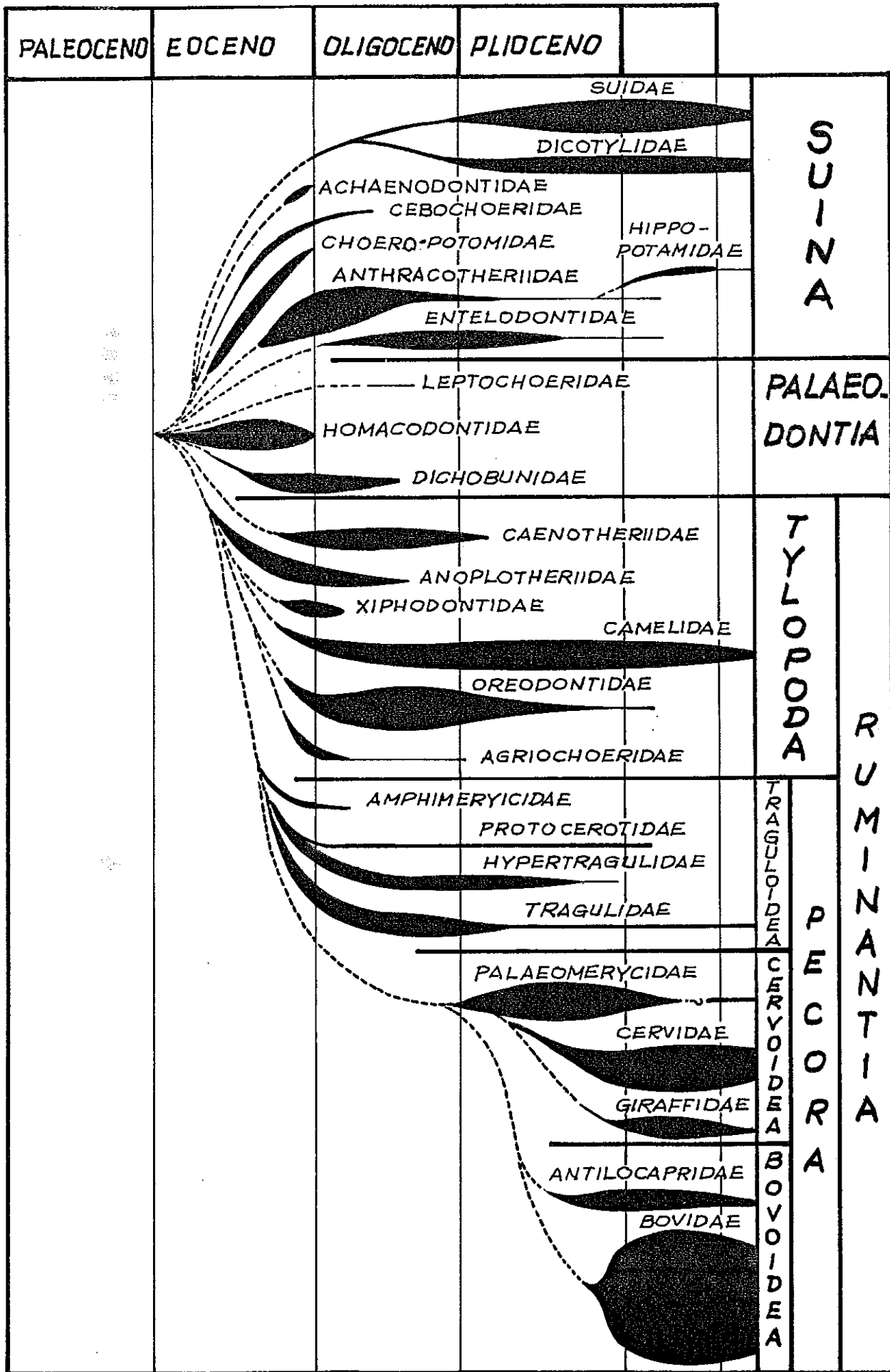
- El sistema de reproducción es de tipo primitivo, con el útero bicorne y en los cerdos con placenta de tipo epiteliocorial difuso. En los rumiantes hay una placenta cotiledonar, pero el contacto entre los tejidos materno y fetal no es muy estrecho (sindesmocorial) y el alantoides es generalmente grande.

E. Filogenia y clasificación.- Según ROMER (1945) los artiodáctilos aparecen en los registros fósiles al principio del Eoceno. Los primeros tipos eran completamente primitivos en varios aspectos, con dientes simples, dieta mixta y con características que sugieren relaciones con los primitivos carnívoros. Sin embargo una de las características distintivas del grupo como es el astrágalo con doble tróclea, ya se había desarrollado y, parece obvio que formas ancestrales podían haber proliferado en áreas desconocidas durante el Paleoceno.

En la actualidad los suiiformes muestran unas características completamente distintas a las de los rumiantes, pero cuando se incluyen las formas fósiles no es fácil hacer una separación clara.

ROMER piensa que las formas eocénicas, en su mayor parte, evolucionan

Fig. 10.- Filogenia provisional de los grupos de artiodóctilos (tomado de ROMER, 1945).



en dos grandes direcciones: por un lado, hacia tipos con dentición bunodonta, caninos e incisivos primitivos y región del oído "amastoidea"; y por otro, hacia animales con molares selenodontos, dientes delanteros modificados y con región mastoidea aparente. Por eso en su clasificación sólo establece dos subórdenes: Suina y Ruminantia, aunque añade una tercera categoría, Palaedonta, para ciertos tipos antiguos y primitivos cercanos al punto de origen del orden (fig. 10).

Así pues la clasificación de ROMER (1945) quedaría como sigue:

S.O. Palaedonta: F. Homaeodontidae; F. Leptochoeridae; F. Dichobunidae.

S.O. Suina: F. Choeropotamidae; P. Entelodontidae; F. Achaenodontidae; F. Cebochoeridae; F. Suidae; F. Tayassuidae (= Dicotylidae); F. Anthracotheriidae; F. Hippopotamidae.

S.O. Ruminantia; diferenciando dos infraórdenes:

Inf. O. Tylopoda: F. Caenotheridae; F. Anaplotheriidae; F. Xiphodontidae; F. Camelidae; F. Oreodontidae (= Merycoidodontidae); F. Agriochoeridae.

Inf. O. Pecora: diferenciando a su vez tres superfamilias:

Spf. Tragulidea.- F. Amphimerycidae; F. Hypertragulidae; F. Protoceratidae; F. Tragulidae.

Spf. Cervoidea.- F. Palaeomerycidae; F. Cervidae; F. Giraffidae.

Spf. Bovoidea.- F. Antilocapridae; F. Bovidae.

Esta clasificación tiene la particularidad notable de que el suborden Palaedonta está separado de los Suina ó suiformes, incluyendo en este último todas las familias sin agrupar en categorías taxonómicas superiores. Por otro lado incluye los tilópodos en los rumiantes y los tragúlidos dentro de los Pécora. Como cosa destacable, las jirafas se incluyen en la superfamilia Cervoidea.

Sin embargo esta clasificación ha sido bastante criticada y rebatida en muchos puntos como veremos más adelante.

Aunque existe un abundante material fósil, las líneas de la evolución de los artiodáctilos no están perfectamente claras, de ahí que hayan surgido numerosos modelos de clasificación. Se revisan seguidamente los más importantes, señalando sus características más acusadas.

Por lo general, podría decirse que la falta de unidad de criterio en la clasificación de los artiodáctilos, coincide con la existencia de dos escuelas o mejor profesiones distintas; paleontólogos y zoólogos, cuya forma de estudiar al animal se basa lógicamente en principios diferentes. Normalmente el paleontólogo debe recurrir casi exclusivamente al único testimonio perdurable del animal: el esqueleto. Mientras que los zoólogos, al estudiar las formas actuales, tienen en cuenta gran cantidad de caracteres distintos para establecer su sistemática. Esto podría sugerir que los criterios del zoólogo deberían pesar más que aquellos que se basan en un sólo carácter. Sin embargo, hay que tener en cuenta que, una clasificación filogenética no puede prescindir de los orígenes de los animales y, por otra parte, hay que considerar las formas vivas actuales como sólo una pequeña parte de todas las formas que han existido.

Un ejemplo de la dificultad de llegar a un acuerdo entre ambos puntos de vista, lo constituye la importante cuestión de la situación de los camellos (tilópodos) en el conjunto sistemático de los artiodáctilos. Así, los paleontólogos dicen que hay razones suficientes para considerar a los tilópodos como un grupo muy diferente del resto de los rumiantes. Se basan para ello en ciertos caracteres distintivos del esqueleto, tales como: pérdida completa de los dedos laterales; separación del navicular y cuboide del tarso (fig.8); cráneo acorne; separación de los metapodios por su base, etc. Mientras que los zoólogos insisten en que los camellos rumian verdaderamente y que dicho carácter fisiológico es lo suficientemente importante como para incluirlos en los rumiantes.

Ejemplo de esta última postura sería la defendida por FRECHKOP en el Traité de Zoologie de GRASSE (1955) al clasificar los rumiantes o selenodontos actuales, constituyendo un suborden dividido en las tres superfamilias siguientes; la primera reuniría los digitígrados, mientras que las dos restantes, constituirían una sección B con los unguligrados o verdaderos rumiantes:

S.O. Rumiantes o selenodontos:

- A. Rumiantes digitígrados (falangigrados)
 - I. Spf. Tylopoda - F. Camelidae
- B. Rumiantes unguligrados o Ruminantia:
 - II. Spf. Elaphoidea - F. Tragulidae; F. Moschidae; F. Cervidae.
 - III. Spf. Tauroidea - F. Antilocapridae; F. Bovidae; F. Giraffidae.

Sin embargo LAVOCAT en el mismo tratado nos ofrece una clasificación distinta al revisar los artiodáctilos fósiles, se parando los tilópodos de los rumiantes pero sin asignarles ninguna categoría taxonómica específica, al igual que a los Xiphodontidae y Amphimerycidae que los cataloga como selenodontos primitivos:

Suborden Suiformes:

Inf. O. Palaeodontia

- Spf. Dichobunoidea: F. Dichobunidae; F. Choeropotamidae;
F. Cebochoeridae; F. Leptochoeridae.
- Spf. Entelodontoidea: F. Entelodontidae.

Inf. O. Suina: F. Suidae; F. Tayassuidae (= Dicotylidae); F. Hippopotamidae; F. Cainotheriidae.

Inf. O. Ancodontia: F. Anthracotheriidae; F. Anoplotheriidae.

Inf. O. Oreodontia: F. Merycoidodontidae; F. Agriochoeridae.

Protoruminantes o selenodontos primitivos agrupando dos familias: F. Xiphodontidae; F. Amphimerycidae.

- Tylopoda: F. Camelidae
- Ruminantes: agrupando dos infraórdenes:

Inf. O. Tragulina: agrupando otras superfamilias:

- Spf. Amphimerycoidea: F. Amphimerycidae
- Spf. Hypertraguloidea: F. Hypertragulidae; F. Protoceratidae.
- Spf. Traguloidea: F. Gelocidae; F. Tragulidae.

Inf. O. Pecora: agrupando las superfamilias restantes:

Spf. Cervoidea: F. Cervidae.
 Spf. Giraffoidea: F. Lagomerycidae; F. Giraffidae.
 Spf. Bovoidea: F. Antilocapridae; F. Bovidae.

No obstante, cabe recordar que las dos familias incluidas en los pro-
 torumiantes son de situación contravertida por otros autores. Así por ejemplo
 ROMER incluye a los Xiphodontidae con los tilópodos y a los Amphimerycidae en
 tre los tragúlidos. Mientras que VIRET (1961) incluye a ambas familias dentro
 del suborden suiformes, entre los bunoselenodontos, infraorden semejante a
 los ancodontos de SIMPSON.

La clasificación aceptada por YOUNG (1971) que se basa íntegramente en
 la de SIMPSON de 1945, se divide bien claramente en tres subórdenes: Suifor-
 mes, Tylopoda y Ruminantes, ya que considera que los tilópodos han constitui-
 do un tronco separado desde el Eoceno y son muy distintos del resto de los ru-
 miantes.

Otra diferencia fundamental establecida por SIMPSON, es la inclusión
 de los suidos en el infraorden de los Palaeodonta, distinguiéndolos de los An-
codontia anfibios (hipopótamos y Antracoteryum) y de los creodontos fósiles.

YOUNG coincide también en que los artiodáctilos más antiguos (los pa-
 leodontos) estaban muy próximos al tronco ancestral de todos los placentarios.
 Así en Diacodexis, del Eoceno inferior de Norteamérica, poseía molares tritu-
 berculados; se trataba probablemente, de una pequeña forma corredora omnívora,
 con cuatro dedos en cada pata. Piensa que estos animales podrían ser clasifi-
 cados también como insectívoros (el tronco más primitivo de todos los eute-
 rios) o como creodontos (carnívoros primitivos) y, la única razón para incluir-
 los en los artiodáctilos es la forma típica de tróclea que presenta la super-
 ficie inferior del astrágalo. Dicha situación aparece representada en la fig.
 11, en donde, los artiodáctilos se suponen entroncados con las formas placen-
 tarias más primitivas.

A continuación se adjunta la clasificación propuesta por VIRET (1961),
 basada esencialmente, en la de SCOTT de 1940, con algunos retoques de la de
 SIMPSON (1945). Dicha sinópsis se cimenta en la recopilación de todos los fó-
 siles conocidos. Difiere en algunos aspectos de las expuestas anteriormente,
 sobre todo en la situación de algunas familias. Cabe destacar la ampliación
 del grupo de los ancodontos con dos superfamilias más, ya que todas ellas pue-
 den responder a una definición amplia de bunoselenodontes; además, aunque no
 pueda demostrarse su parentesco real, se presupone la verosímil hipótesis de
 una comunidad ancestral común:

S.O. Suiformes:

Inf. O. Palaeodonta con dos superfamilias:

Spf. Dichobunoidea: F. Diaeodexidae; F. Dichobunidae; F.
Choeropotamidae; F. Cebochoeridae; F. Mixtotheriidae;
 Spf. Entelodontoidea: F. Entelodontidae. [F. Septochoeridae.

Inf. O. Suina:

Spf. Suoidea: F. Suidae; F. Tayassuidae (=F. Dicotylidae).

Inf. O. Bunoselenodontia:

Spf. Xiphodontoidea: F. Xiphodontidae; F. Amphimerycidae.

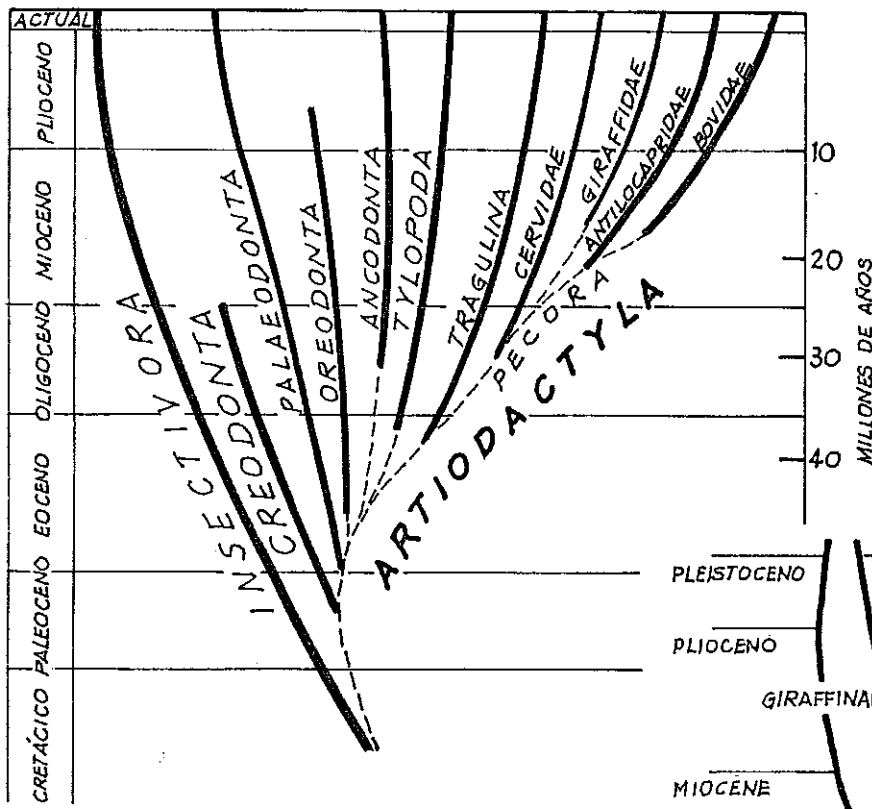


Figura 11.- Esquema de la evolución de los artiodáctilos. Tomado de YOUNG (1971).

Figura 12.- Filogenia de los Giraffoidea, (según CRUSAFONT, 1961).

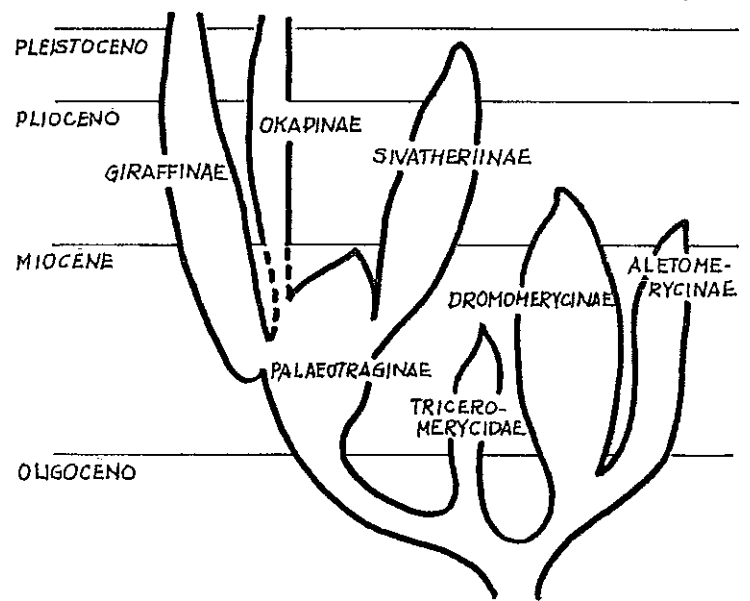
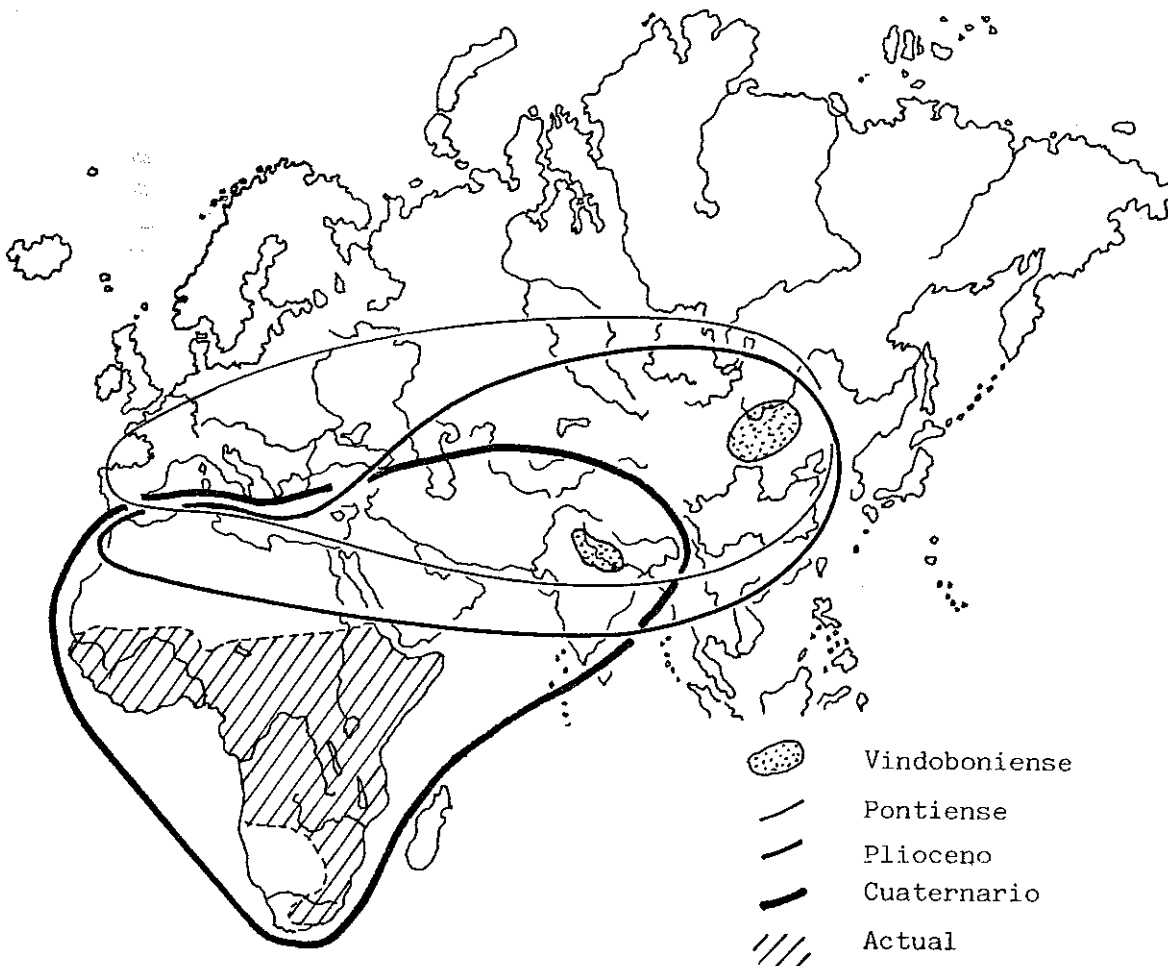


Figura 13.- Desplazamiento del área habitada por los Giraffoidea a lo largo de su historia (según CRUSAFONT, 1961).



Spf. Antracotherioidea: F. Anoplotheriidae; F. Anthraco-
theriidae; F. Hippopotamidae.

Spf. Cainotherioidea: F. Cainotheriidae.

Inf. O. Oreodonta: F. Merycoidodontidae; F. Agriochoeridae.

S.O. Tylopoda: con sólo dos familias: F. Oromerycidae; F. Camelidae.

S.O. Ruminantia:

Inf. O. Tragulina:

Spf. Hypertraguloidea: F. Hypertragulidae; F. Protocera-
tidae.

Spf. Tragulidae: F. Tragulidae; F. Gelocidae.

Inf. O. Pecora:

Spf. Cervoidea: F. Cervidae.

Spf. Giraffoidea: F. Dromomerycidae; F. Triceromerycidae;

Spf. Bovoidea: F. Antilocapridae; F. Bovidae. | F. Giraffidae.

La sistemática de la superfamilia Giraffoidea ha sido propuesta por CRUSAFONT (1961), como se sabe gran especialista de este grupo; sugiere además, el siguiente árbol evolutivo, así como su præsumible área de expansión, en los distintos períodos del Cenozoico (fig. 12).

En un trabajo anterior, CRUSAFONT (1958) propone una nueva clasificación para el infraorden Pecora que no difiere esencialmente de la expuesta. Tan sólo añade a la superfamilia Cervoidea la familia Palaeomerycidae, de animales acornes, quedando la otra familia Cervidae, con una subfamilia de perennicornia (Lagomerycinae) y tres subfamilias caducicornia (Muntiacinae, Odocoileinae, Cervinae).

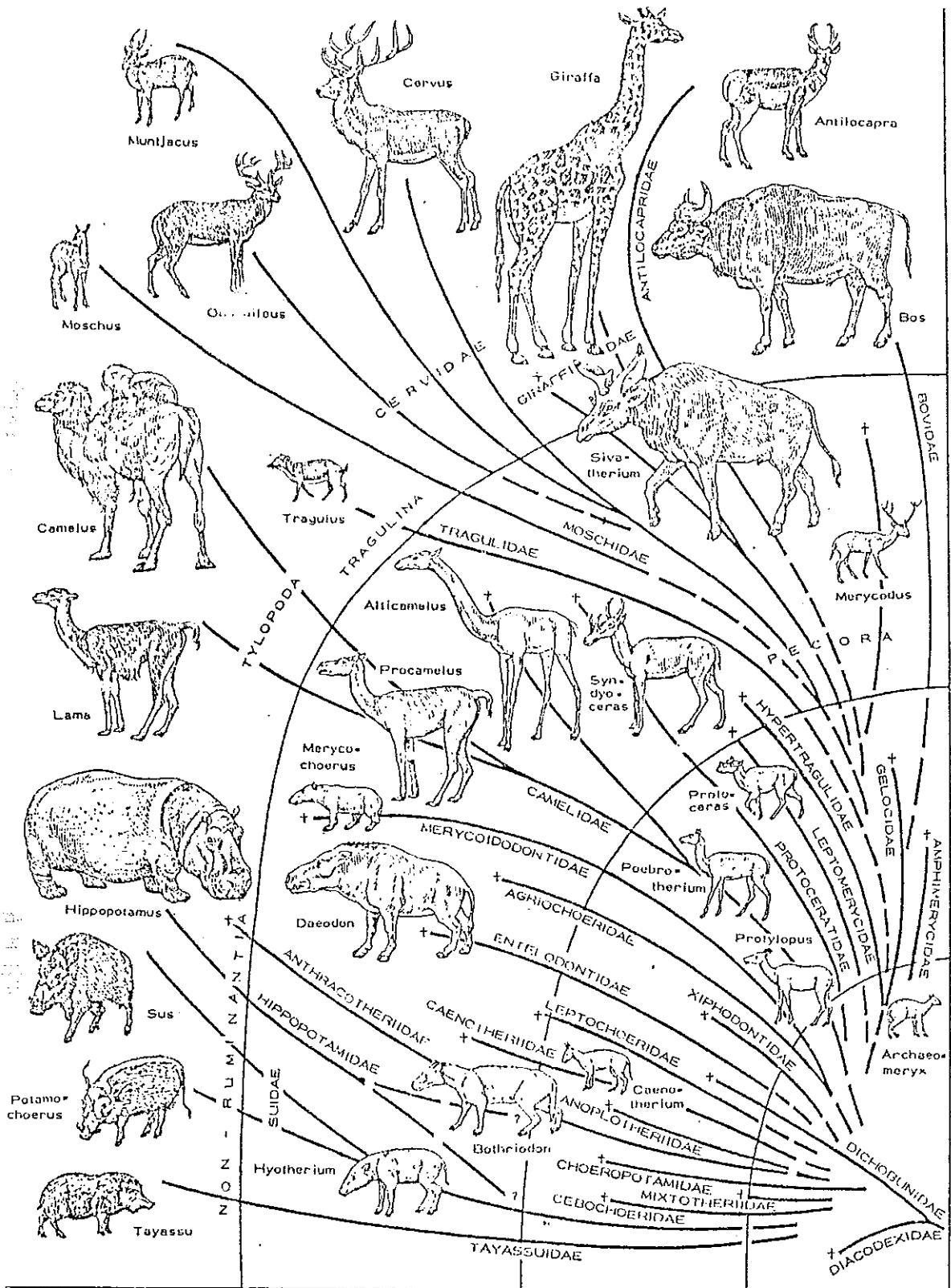
Desde el punto de vista de los cuernos, quedarían entonces sólo, la superfam. Giraffoidea (Vellericornia) y la Bovoidea (Cavicornia).

Por último, se expone en la fig. 14 las relaciones evolutivas de los artiodáctilos, propuesta por THENIUS (1969), que posiblemente sea el estudio más reciente sobre este grupo. Como puede observarse el autor coincide con los anteriores en situar a los dicobúnididos como estirpe base, mientras que Diacodexidae aparecen como una rama colateral extinguida ya en el mismo Eoceno. Dentro de los rumiantes diferencia tilópodos, tragúlidos y Pecora, constituyendo los primeros un tronco separado desde el Eoceno. Los grupos de no-rumiantes no forman entidad natural alguna. También se debe señalar la marcada separación entre antilocápridos y bóvidos.

4. Algunas consideraciones críticas y conclusiones del estudio.

Tras la lectura de las anteriores páginas, cabe observar que la filogenia de los artiodáctilos está todavía lejos de esclarecerse y ello a pesar de los numerosos registros fósiles que se poseen.

En situaciones de este tipo, las interpretaciones de los "puntos oscuros" originan teorías distintas según los diferentes autores. Hipótesis que, en ocasiones, al ser contrastadas, son origen de prolongadas polémicas hasta



HOLO-PLAISTOCENO PLIOMIOCENO OLIGOCENO EOCENO
 Fig 14

que la aportación de nuevos datos las diluye.

Es difícil pues pronunciarse sobre la certeza o no de determinadas afirmaciones que la mayoría de las veces entran en el terreno de las hipótesis. Sin embargo, pueden hacerse algunas puntualizaciones sobre los temas más generales:

Parece así claro, que dentro de todo el grupo de ungulados los de origen más incierto son los artiodáctilos pues, si bien podrían tener como antecesores a los condilartros -igual que el resto de los Ungulados-, muestran también semejanzas con los creodontos o carnívoros primitivos. De hecho algunos autores señalan parecidos entre las formas de uno y otro grupo. En realidad los artiodáctilos primitivos (Diacodexis, Phenacodus, etc.) son considerados como tales, simplemente por el hecho de tener una tróclea inferior en el astrágalo y, si no la tuvieran, serían considerados condilartros.

El hecho de un posible emparentamiento entre carnívoros y artiodáctilos no parece pues del todo inverosímil; hecho que recogió SIMPSON, creando la cohorte de los ferungulados, lo cual como se ha visto, ha sido el origen de numerosas discusiones entre paleontólogos y zoólogos principalmente. En la actualidad parece que el término ferungulado ha caído algo en desuso, posiblemente por el gran número de diferencias sistemáticas y ecológicas que separan a los carnívoros de los artiodáctilos, sin embargo, no creo que deba descartarse un posible origen común en alguna forma primitiva muy semejante a los primeros placentarios, presumiblemente de tipo insectívoro.

Nos encontramos pues, ante el hecho de que el término resulta ambiguo y exento de solidez sistemática (v. pág. 5), sobre todo existiendo grupos de posición incierta como son los tubulidentados. Por esta razón parece más adecuado centrar la atención por ahora en los órdenes; los cuales sí guardan mayor coherencia sistemática y filogenética.

Así, del orden que nos ocupa, los artiodáctilos, cabe diferenciar tres grupos relativamente homogéneos: los suiformes, los tilópodos y los rumiantes strictu sensu.

Parece claro que los primeros representan a las formas más primitivas del orden. Pruebas anatómicas complementarias, tales dentición, encéfalo y otras, así lo corroboran. Es conveniente pues agruparlos con las formas ancestrales (paleodontos), bajo un mismo suborden: Suiformes, aunque sea bastante heterogéneo. Así lo hacen la mayor parte de autores, razón por la que la clasificación propuesta por ROMER parece menos adecuada.

Los otros dos grupos, tilópodos y rumiantes strictu sensu, son de catalogación más discutible.

Los zoólogos consideran ambos grupos como rumiantes, mientras que los paleontólogos los separan, con base en diferencias notables de su estructura esquelética.

Tal como se ha expuesto más arriba, ambas tendencias aportan argumentos de importancia a su favor, por lo que la discusión permanece abierta.

Desde mi punto de vista creo que sería interesante poder llegar a una

síntesis en la cual ambas posiciones mantuvieran sus criterios básicos. Sin embargo, ello se ve de difícil solución, a menos que se renuncie al mantenimiento de ciertas categorías taxonómicas conflictivas, como es la de rumiantes (11). La cuestión de fondo tal vez resida en si debe darse más importancia a los caracteres fisiológicos (tal como la rumiación) o a los caracteres anatómicos (esqueléticos) o, si puede llegarse a una equiparación.

Por el momento, creo que lo más adecuado es mantener la separación filogenética y por tanto sistemática entre los dos grupos, tal como hacen la mayor parte de autores: SIMPSON, LAVOCAT (en GRASSE, 1955) y VIRET (1961 in PIVETEAU) entre otros. Las relaciones filogenéticas entre los grupos que parecen más adecuadas, serían pues las expresadas por THENIUS (1969), (v. fig. 14).

Jaca, 23 de mayo de 1979.

6. Publicaciones mencionadas.

- ALVARADO, R.; GADEA, E. y DE HARO, A., 1969.- Aspectos actuales de la zoofilogenia. Actas del I Simposio Internacional de Zoofilogenia: 19-33. Universidad de Salamanca.
- CRUSAFONT, M., 1958.- Nouvelles vues sur la classification paléontologique des Pecora. Mammalia, 22: 45-52, Paris.
- CRUSAFONT, M., 1961.- Giraffoidea, in PIVETEAU, J.: Traite de Paléontologie: 1022-1037, Paris.
- FRECHKOP, S., 1958.- Des critères de la systématique des Ongulés. Mammalia, 22: 12-27, Paris.
- FRIANT, M., 1954.- Les principales caractéristiques du cerveau des Ordres actuels d'Ongulés. Comptes Rendus Acad. Sci. Paris, 239 (16): 1004-1006.
- GRASSE, P.P., 1955.- Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie. 17, Mammifères, (1); 1167 pp. Masson et Cie. Paris.
- GRASSE, P.P., 1967.- Traité de Zoologie. 16, Mammifères. (1): Téguments et Squelette. 1162 pp. Masson et Cie. Paris.
- LAVOCAT, R., 1958.- Classification des Ongulés d'après leur origine et leur évolution. Mammalia, 22: 28-40, Paris.
- PIRLOT, P., 1976.- Morfología evolutiva de los Cordados. 966 pp. Ed. Omega. Barcelona.

(11) En definitiva se trataría de definir si es un problema de simple categoría sistemática diferenciada o de un proceso de emparentamiento referido a la rumiación. Este último proceso podría así tener un origen común (que tienda a considerarse probable) o es una simple convergencia secundaria, que tendría origen distinto en los tilópodos que en los Ruminantia stricto sensu.

- PIVETEAU, J., 1961.- Traité de Paléontologie, 6. Mammifères. 1, 1135 pp. Masson et Cie. Paris.
- ROMER, A., 1945.- Vertebrate Paléontology. 687 pp. Univ. Chicago Press.
- THENIUS, E., 1969.- Phylogenie der Mammalia. 722 pp. de Gruyter and Co. Berlin.
- VIRET, J., 1961.- Artiodactyla, in PIVETEAU, J.: Traité de Paleontologie. 6, 1: 887-1084, Masson et Cie, Paris.
- YOUNG, J.L., 1971.- La vida de los vertebrados. 660. Ed. Omega. Barcelona.
-