

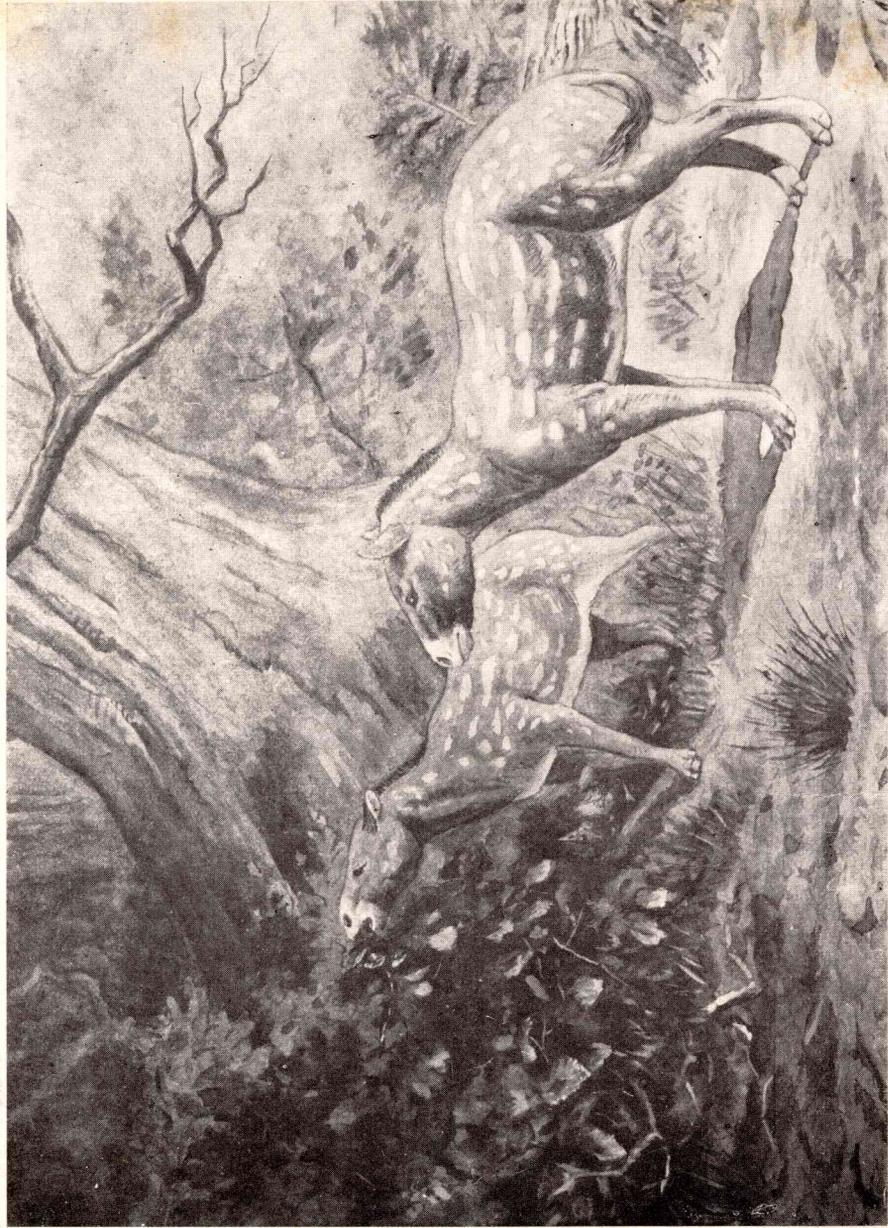
Estado actual de los conocimientos sobre el origen del género *Equus*

Por ANGEL CABRERA

Nadie que posea ciertas nociones de paleontología puede ignorar que la familia de los équidos es uno de los pocos grupos zoológicos cuya filogenia se ha conseguido llegar a establecer con bastantes probabilidades de aproximación a la realidad. Nos engañaríamos, sin embargo, si pensásemos que esta cuestión se halla completamente dilucidada, como parecen darlo a entender algunos autores; antes al contrario, todavía quedan en ella muchos puntos oscuros, y de las más recientes investigaciones se deduce que es preciso modificar no poco de lo que generalmente se viene dando por ya demostrado.

Ante todo, habría que desechar de una vez por todas la idea, tan corriente aún entre hipólogos y paleontólogos distinguidos, de que el primer antecesor conocido de los caballos actuales es *Phenacodus* o algún otro condilartro muy afín a éste. Cuando se descubrió el primer esqueleto relativamente completo de *Phenacodus*, el ilustre paleontólogo norteamericano Edward D. Cope [1882, p. 178] creyó ver en este género el «atavus» de todos los perisodáctilos, y por consiguiente del caballo, opinión que fué inmediatamente aceptada por el descubridor de dichos restos, Wortman [1883, p. 708], y en seguida por todos los autores que en aquel entonces se ocuparon del origen de los équidos. Schlosser [1886, p. 30] llegó hasta elegir el *Phenacodus puer-censis* de Cope, que en realidad pertenece al género *Protoгонia* (1), co-

(1) De acuerdo con las reglas de nomenclatura vigentes, *Protoгонia* Cope, 1881, no queda invalidado por *Protoгонius* Hübner, y por tanto no hay ningún motivo para sustituir dicho nombre por *Euprotoгонia* Cope, 1893, o *Tetraclænodon* Scott, 1892.



Echippus, el antecesor más antiguo conocido del caballo
(Restauración existente en el Museo de Zootecnia, de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de Buenos Aires)

mo la especie antecesora de *Equus*, y este criterio, admitido por María Pavlow [1888, p. 144], por Abel [1919, pág. 861] y por otros autores, ha sido mantenido en la edición inglesa de la obra clásica de Zittel, publicada aún no hace diez años; pero hace ya como treinta y ocho que Matthew [1897, ps. 309-310] y Osborn [1898, ps. 163-164], mediante un prolijo estudio comparativo de la osteología de estos condilartros, han demostrado que tanto *Phenacodus*, en su sentido estricto, como *Protogonia*, caen fuera de la línea filogenética de los équidos. Por de pronto, *Phenacodus* era contemporáneo de los équidos más antiguos que se conocen, procediendo, como ellos, de las capas de Wasatch, en el Eoceno inferior, y por consiguiente, no pudo ser su antecesor; y, por otra parte, sus caracteres parecen mostrar que, lejos de representar un tipo generalizado, punto de partida de una línea filogenética, constituía una fase avanzada en una línea completamente separada, no sólo de los équidos, sino de todos los perisodáctilos. En cuanto a *Protogonia*, del Paleoceno, su parecido con los perisodáctilos primitivos es, evidentemente, mayor, pero así y todo no podemos interpretarlo en el sentido de que sea la forma ancestral de los mismos; ciertos caracteres de los perisodáctilos que encontramos aún en las primeras especies conocidas del grupo (ausencia del primer dedo, y en las extremidades posteriores también del quinto, forma del astrágalo, etc.) tienen seguramente un origen anterior a la antigüedad de *Protogonia*. Por otra parte, parece casi indudable que este género es el antecesor directo de *Phenacodus* [Matthew, 1928, ps. 955-962], y *Phenacodus* y los perisodáctilos más antiguos, contemporáneos suyos, son demasiado diferentes entre sí para que puedan ser mirados como derivaciones divergentes de un tipo común tan inmediato. Que los condilartros, en general, y los perisodáctilos tienen cercano parentesco, no puede negarse, pero lo que hoy sabemos acerca de estos dos órdenes induce a suponer que, habiendo tenido un mismo origen, su diferenciación data por lo menos del Paleoceno basal. Si el antecesor común de los fenacodóntidos paleocenos y de los perisodáctilos de la misma época, que todavía no conocemos, era un condilartro o pertenecía a un orden distinto, es una cuestión que ni nos interesa por el momento, ni estamos aún en condiciones de poder resolver.

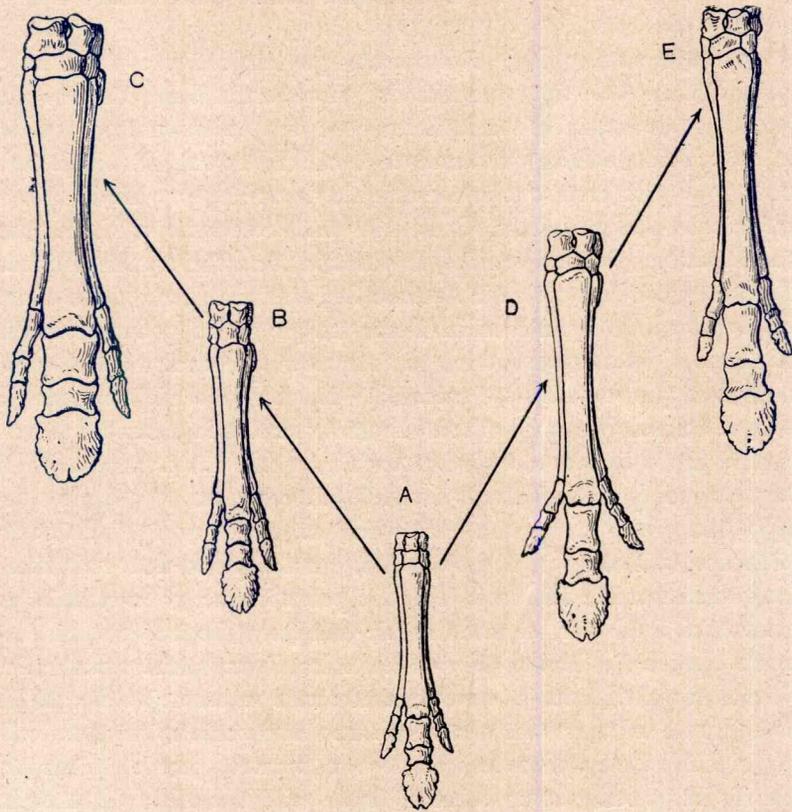
Hoy por hoy, no nos es conocido ningún antecesor del caballo y especies afines más antiguo que *Eohippus*, del Eoceno inferior de la América del Norte (Wyoming y Nuevo México), el ya bien conocido équido primitivo con cuatro dedos anteriores y tres posteriores. Como ha dicho muy oportunamente Matthew, *Eohippus* (= *Systemodon*, = *Protorohippus*), aunque comúnmente considerado como un caballo con cuatro dedos, podría ser también mirado como antecesor de los tapi-

res, los rinocerontes, los titanoterios, etc. Este género, en efecto, representa un grupo de perisodáctilos muy primitivos, del que muy bien pueden haber descendido, por divergencia progresiva, las familias actuales de este orden. En cualquier caso, todos los investigadores están de acuerdo en considerarlo como el grupo del que se derivan los équidos de las épocas subsiguientes. Su representante europeo es *Hyracotherium*, y ambos géneros se tuvieron durante mucho tiempo como sinónimos, tan afines son.

A primera vista, y desde el momento que también en Europa hubo équidos eocenos de tipo generalizado, parece natural preguntarse por qué hemos de considerar la América del Norte como punto de origen de la serie filogenética que conduce al caballo actual. Dicho de otro modo, ¿por qué creer que éste descende de *Eohippus*, y no de *Hyracotherium*? Si siguiésemos admitiendo que *Protogonia* o *Phenacodus* eran antecesores de los équidos, la cuestión sería fácil, pues habiendo vivido estos condilartros en la América Septentrional, sería lógico situar allí el origen de dicha familia. Pero, aunque ya no podamos seguir aceptando a los fenacodóntidos como formas ancestrales de los perisodáctilos, queda el hecho significativo de que, en el viejo mundo, la serie de formas que pueden considerarse, atendiendo a sus caracteres, descendientes directas de *Hyracotherium*, queda interrumpida en el Oligoceno después de haber presentado un conjunto de géneros (*Pachynolophus*, *Lophiotherium*, *Palæotherium*, etc.) que son, cuanto más modernos, más distintos de los équidos, hasta el punto de ser clasificados en una familia diferente, la de los paleotéridos; y, en cambio, en la América del Norte se puede seguir una línea filogenética prácticamente continuada desde *Eohippus* hasta los *Equus* pleistocenos, y los géneros sucesivos, cuanto más modernos, más se asemejan al caballo. No se puede afirmar, claro está, que nuevos descubrimientos no vengán algún día a hacernos pensar de otra manera, pero el estado actual de las investigaciones sobre el asunto obliga a mirar la América del Norte como el verdadero centro de la evolución de los équidos, al menos en cuanto se refiere a la rama genealógica que termina en el caballo actual.

Basándose sin duda en los primeros trabajos de Matthew sobre la evolución del caballo [1903], ha establecido Abel [1914] la serie eoceno-oligocena de los descendientes de *Eohippus* en esta forma: *Protorohippus*, *Orohippus*, *Epihippus*, *Mesohippus*, *Miohippus*, y la misma sucesión de géneros se admite en la edición inglesa de Zittel [1925, p. 156], con la única excepción de *Protorohippus*, que se explica teniendo en cuenta que este nombre es hoy considerado como sinónimo de *Eohippus*. Matthew, sin embargo, en su última y muy notable pu-

blicación sobre este asunto [1926], aunque sigue aceptando la serie *Eohippus-Orohippus-Epihippus* a través del Eoceno, ya no ve en *Mesohippus*, del Oligoceno inferior, un descendiente de *Epihippus*, como lo creía Cope y lo sostienen todavía la mayoría de los autores. Dicho de otro modo, *Epihippus* no sería el eslabón entre *Orohippus* y *Meso-*



Las dos ramas divergentes de los équidos a partir de *Mesohippus* (A), representadas por el esqueleto de la mano, mostrando la persistencia de los dedos laterales en *Miohippus* (B) y *Anchitherium* (C), y su reducción progresiva en *Parahippus* (D) y *Merychippus* (E).

hippus, sino que *Orohippus* habría dado origen, por divergencia adaptativa, a dos generos distintos, uno que no conocemos aún, y que por evolución progresiva habría, a su vez, originado a *Mesohippus*, y el otro, *Epihippus*, que constituiría una rama o derivación lateral, extinguida al finalizar el Eoceno sin dejar descendientes. Esta opinión parece perfectamente justificada; en cierto modo, como lo ha hecho

notar hace tiempo Osborn [1910, p. 145], *Epihippus* corresponde en Norte América al *Lophiotherium* de Europa, que todos los autores modernos excluyen de la línea filogenética de los équidos, en la cual entra, en cambio, *Mesohippus*.

En mi concepto, este último género pudo muy bien derivarse directamente de alguna especie de *Orohippus* que habría subsistido hasta el Eoceno más superior. A este propósito, creo oportuno recordar que Hatcher [1901, p. 134] ha señalado la posible presencia de un *Orohippus* en las capas de White River, en Nebraska, esto es, en la misma formación oligocena inferior en que comienza a presentarse *Mesohippus*; y, por otra parte, si bien es cierto que en los *Orohippus* más típicos el pm₃ es también triangular, en algunas especies del mismo género, como *O. agilis* y *O. sylvaticus*, correspondientes al subgénero *Aminippus* de Granger [1908], toma dicho premolar un aspecto de molar verdadero que se asemeja ya al de los équidos oligocenos.

De cualquier modo que sea, todos los autores están de acuerdo en que *Mesohippus*, el género de caballitos tridáctilos característico del Oligoceno norteamericano, debe ser incluido entre los antecesores de los équidos actuales, pero sería muy difícil averiguar cuál de sus numerosas especies fué la que dió origen a la rama genealógica que conduce hasta ellos. *Mesohippus eulophus* puede haber originado el género *Miohippus*, del Oligoceno superior [Osborn, 1918, ps. 50-51], pero Matthew, a diferencia de la mayoría de los autores, piensa que *Miohippus* no debe entrar en la serie ancestral de los équidos vivos, sino que es una derivación colateral que ha dado origen a *Anchitherium*, género mioceno del que descendería a su vez *Hypohippus*, también mioceno, pero que llega hasta el Plioceno más inferior. *Anchitherium* se encuentra tanto en Europa como en la América del Norte, si bien las especies norteamericanas han sido separadas por Osborn como *Kalobatippus*. Joleaud [1919, p. 413], defensor de la teoría de las migraciones trasatlánticas, supone que los *Anchitherium* eurasiáticos, del Burdigaliense y el Pontiense, descenderían de los *Kalobatippus* americanos, que corresponden al Aquitaniense, y que el paso de un continente al otro se habría verificado en sentido de Oeste a Este, a través de lo que hoy es el Atlántico; pero en realidad, no hay argumentos de verdadera solidez para esta teoría. Que los *Anchitherium* de América sean anteriores a los de Eurasia, es perfectamente posible, pero el paso de los équidos de este tipo pudo efectuarse por el camino de lo que ahora llamamos estrecho de Bering. En cuanto a su descendiente, *Hypohippus*, ha sido hallado en la América del Norte y en la Mongolia, lo que sugiere esta última ruta.

Que este conjunto de géneros no debe figurar en la línea filogenética

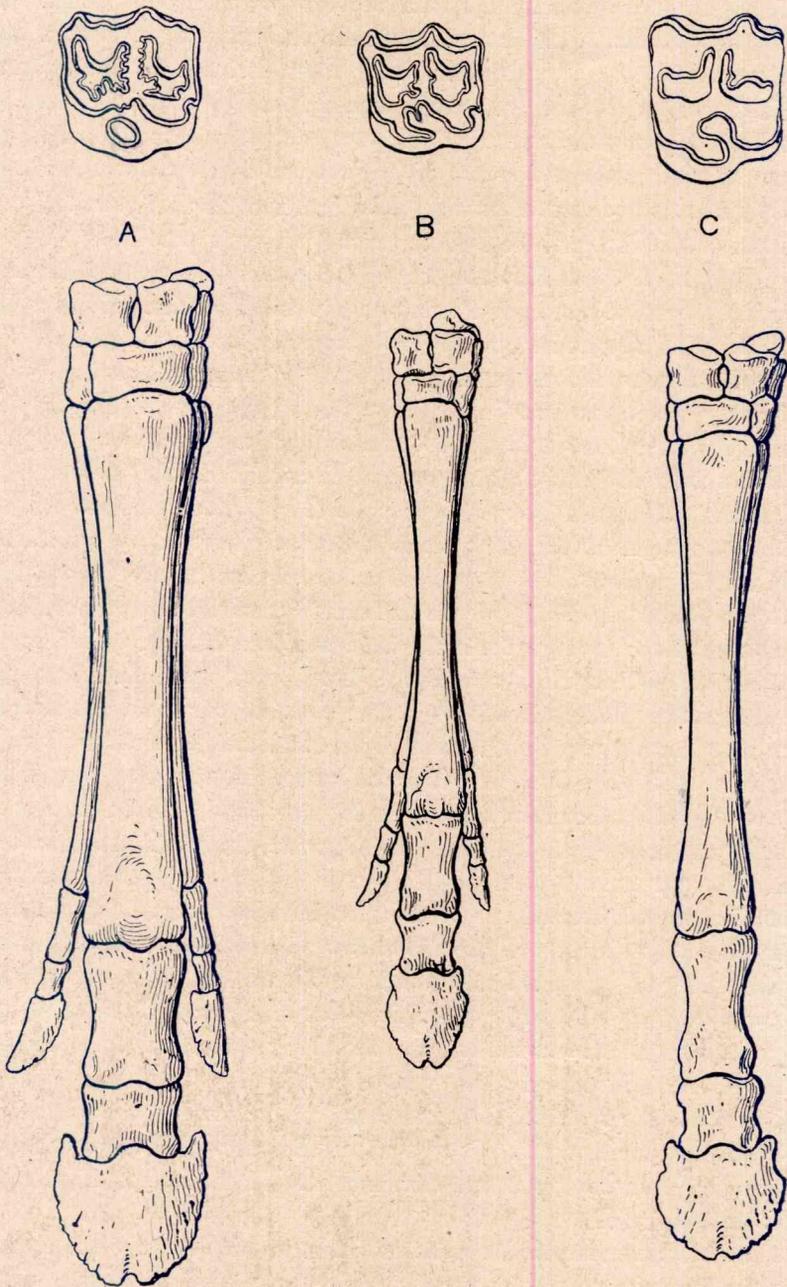
de los équidos vivos, parece demostrarlo el hecho de que, con respecto a los caballos oligocenos, se hallan en un estado de evolución que en cierto modo podríamos calificar de estacionario, sin señalar ningún avance hacia los tipos más modernos. Aún *Hypohippus*, el más reciente de todos, que vivió en una época en que ya existían équidos con marcada tendencia al monodactilismo y con dientes parecidos a los de las especies actuales, tenía todavía los dedos segundo y cuarto bastante largos, tocando sus vasos en el suelo al caminar, y sus molares eran de tipo muy primitivo, «no pasando — ha dicho Osborn — del estado observado en *Mesohippus*». Podría decirse, en efecto, que la rama de los équidos a que dichos géneros pertenecen sólo progresó en tamaño: *Miohippus* es un poco más grande que *Mesohippus*, *Anchitherium* y *Kalobatippus* algo más grandes aún, y *Hypohippus* tiene ya el tamaño de un caballo actual; pero, por lo demás, sus caracteres sólo difieren en pequeños detalles, y aún hay un género, *Archæohippus*, probablemente del mismo grupo, que no obstante ser relativamente moderno (Mioceno medio y superior) conservó la reducida alzada de *Mesohippus*. La semejanza de dichos géneros miocenos con este último, oligoceno, es lo bastante notable para que Schlosser [1886, p. 14] opinase que *Anchitherium*, *Miohippus* y *Mesohippus* eran un sólo género, pero actualmente ya no es posible admitir esta identidad, ni tampoco podemos seguir diciendo, como decía María Pavlow hace cuarenta y siete años, que la ubicación de *Anchitherium* en «la ligne chevaline» es indiscutible.

Abel [1914] ha considerado *Miohippus* y *Anchitherium* como derivaciones divergentes de *Mesohippus*, incluyendo al primero en la serie filogenética del caballo, como lo han hecho otros autores sin una base sólida. En la edición inglesa de Zittel [1925] se comete un error más evidente, pues después de hacer derivar *Hypohippus* de *Miohippus*, se considera el género *Parahippus* como descendiente de *Hypohippus*, lo que es enteramente contrario a la lógica. *Parahippus*, en efecto, aparece desde el Mioceno basal, y aún muy probablemente desde el Oligoceno cuspidal (*P. taxus*), mientras que *Hypohippus* no existió hasta el Mioceno medio, surgiendo cuando ya *Parahippus* se halla en todo su apogeo.

Este género, *Parahippus*, con el que se inicia la subfamilia *Equinæ*, extendióse desde el Oligoceno más superior, o por lo menos desde el Mioceno más inferior, hasta el Plioceno basal, y con el comienzo de su decadencia coincide la aparición de *Merychippus*, género característico del Mioceno superior y que evidentemente desciende de alguna de sus numerosas especies. La relación de descendencia directa entre estos dos géneros no se discute hoy por nadie, pero no ocurre lo mis-

mo con la serie evolutiva derivada de *Merychippus*. Zittel [1895, p. 871] consideraba como descendientes de este género, en forma divergente, *Hipparion* y *Protohippus*, y como derivado de este último, *Pliohippus*, todos ellos géneros pliocenos; Abel [1914] hace derivar de *Merychippus* únicamente *Protohippus*, que correspondería al Plioceno inferior, y daría origen, por un lado, en el Plioceno superior, a *Pliohippus*, y por otro a los *Hipparion* norteamericanos, para los que adopta el término genérico *Neohipparion*, propuesto por Gidley [1903, p. 466], mientras considera a los *Hipparion* europeos como descendientes, por otra rama, de *Parahippus*; y en la edición británica de Zittel [1925] se admite que de *Protohippus*, descendiente directo de *Merychippus*, se derivan paralelamente tres géneros: *Hipparion*, *Pliohippus* y *Neohipparion*. En realidad, sin embargo, tanto *Pliohippus* como *Hipparion*, o *Neohipparion*, son tan antiguos como *Protohippus*, y este solo hecho nos obliga a aceptar el criterio de Matthew [1926; Matthew y Stirton, 1930, p. 352], según el cual, *Merychippus* habría dado origen, al finalizar el período Mioceno, a tres tipos evolutivos paralelos, representados por otros tantos géneros, a saber: *Protohippus*, neártico, tridáctilo y con molares y premolares superiores en que el protocono y el protocónulo están unidos en un protolofo; *Pliohippus*, también neártico, con el protocono y el protocónulo igualmente unidos, pero monodáctilo, o por lo menos con los dedos laterales muy atrofiados, y finalmente *Hipparion*, neártico, eurasiático, y etiópico, tridáctilo como *Protohippus*, pero con el protocono bien separado del protocónulo, constituyendo una cúspide aislada en el borde lingual de la tabla dentaria. *Neohipparion*, según Matthew, no sería más que un subgénero de *Hipparion*, lo mismo que *Nannipus*, también norteamericano, y probablemente en la misma categoría deben entrar *Notohipparion* [Haughton, 1932], *Stylohipparion* [Van Hoepen, 1932] y *Libyhipparion* [Joleaud, 1933], los tres africanos, y *Proboscoidipparion* [Sefve, 1927], asiático. Por otra parte, y contra lo que opinan algunos autores modernos, la diferencia, sea genérica o subgenérica, entre *Hipparion s. s.* y *Neohipparion* no corresponde a una diferenciación geográfica bien marcada; en la América del Norte vivieron especies, como *H. gratum*, *H. mohavense* o *H. venustum*, que por ningún concepto pueden separarse de los verdaderos *Hipparion* del viejo mundo.

De los tres mencionados géneros derivados de *Merychippus*, el que presenta un conjunto de caracteres más semejantes a los de los équidos actuales es, indiscutiblemente, *Pliohippus*. Una de sus especies más antiguas, *P. lullianus* [Troxell, 1916], del Plioceno basal, o tal vez del Mioceno más superior, era ya exteriormente tan monodáctila como un



Los tres tipos de équidos derivados directamente de *Merychippus* a fines del Mioceno, representados por el esqueleto de la mano y el pm⁴. A, *Hipparion*; B, *Protohippus*; C, *Pliohippus*.

caballo actual; sus metapodios segundo y cuarto, aunque casi tan largos como el tercero, ya tenían el aspecto de estiloideos y no sostenían ninguna falange. Es curioso que algunas especies de *Pliohippus* (*pernix* y *cumminsii*, por ejemplo) presentan en las muelas superiores un hipocono mucho menos desarrollado que el protocono, como se observa en el género *Equus*, si bien en la mayoría de ellas tienen ambas cúspides próximamente igual desarrollo, lo mismo que en los géneros sudamericanos pleistocenos *Hippidion*, *Onohippidium* y *Parahipparion*. Apenas cabe discutir que estos tres géneros descienden directamente de alguna forma de *Pliohippus* que habría llegado a la América del Sur al finalizar el periodo Plioceno, por más que Lull [1929, ps. 591, 599] prefiere suponer que *Hippidion* es un descendiente directo de *Protohippus*, que sería también, en su opinión, el antecesor de *Pliohippus* y de *Hipparion*. Cope consideraba como *Hippidion* algunas especies de *Pliohippus* (*interpolatus*, *spectans*), tan gran parecido hay entre ambos géneros en cuanto a los dientes, y la profunda depresión preorbitaria de *Onohippidium* aparece claramente esbozada en dicho género norteamericano. Justamente el hecho de haber considerado a *Hippidion* y *Pliohippus* como sinónimos, al menos en parte, hizo que el mismo Cope [1887, p. 1075], y a imitación suya María Pavlow [1888, p. 172], mencionasen el primero de estos nombres como género más o menos inmediatamente antecesor de *Equus*, lo que sin duda influyó en la opinión de algunos autores argentinos que, empeñados en asignar al caballo criollo su origen netamente sudamericano, incluyen *Hippidion* entre sus antepasados, sin tener en cuenta que Cope no se refería a los verdaderos *Hippidion* de nuestros terrenos pampeanos, sino a ciertos *Pliohippus* que erróneamente colocaba él en dicho género. Wortman, sin embargo [1883], ya miraba a *Hippidion* y *Equus* como los términos de dos ramas filogenéticas divergentes, y hoy está bien demostrado que tanto *Hippidion* como *Parahipparion* y *Onohippidium* constituyen, en efecto, una rama lateral que se extinguió sin dejar sucesión, y que se caracterizaba por el acortamiento del esqueleto apendicular y la forma peculiar de los nasales.

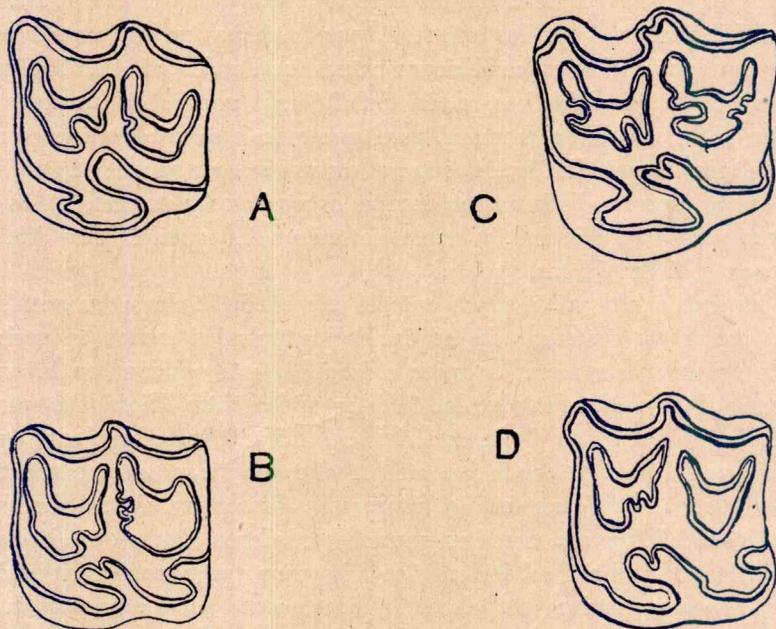
Durante algún tiempo, influenciados sin duda por las ideas de Gaudry [1877, ps. 124-144], los paleontólogos en general admitieron que el antecesor inmediato de *Equus* era *Hipparion*, opinión que todavía sostuvo hace veintidos años Matthew [M. y Chubb, 1913, p. 25, fig. 16], si bien este autor parecía algún tiempo antes [1903] inclinado a considerar como dicho antecesor a *Protohippus*; pero Pavlow, más tarde Boule [1899] y recientemente Joleaud [1933], han demostrado de un modo, a mi juicio, concluyente que no es posible establecer la des-

endencia del caballo actual del género *Hipparion*. En la dentadura y en las extremidades existen diferencias esenciales, sin que hasta ahora conozcamos ninguna forma que pueda considerarse intermedia, y ello es tanto más de notarse cuanto que todavía existían especies de *Hipparion* (en el sentido lato) en la época en que ya había *Equus*. Actualmente, la opinión que cuenta con más partidarios es la que sostiene que el antecesor plioceno de este último género es *Pliohippus*, aun cuando no suele admitirse que sea su antecesor inmediato como afirma Lucas [1922, p. 105], y dicha opinión ha cobrado mayor fuerza desde que se descubrió, hace unos diez años, que una de las especies corrientemente incluídas en *Pliohippus*, el *Equus simplicidens* de Cope, del Plioceno superior de Texas, presenta caracteres tan ajustadamente intermedios entre *Pliohippus* y *Equus*, que no puede ser referida a ninguno de estos dos géneros y ha sido preciso constituir con ella, y con algunas otras, un género aparte, *Plesippus* [Matthew, 1924]. En realidad, tanto puede decirse que *Plesippus* es un *Pliohippus* que ha evolucionado considerablemente en la dirección de *Equus*, como que es un *Equus* que conserva un leve rastro de la depresión preorbitaria de *Pliohippus* y posee todavía un carpo sin trapecio, caracteres ambos, que, como anomalías atávicas, se encuentran en algunos caballos domésticos. Parece, pues, justificado el criterio de Matthew [1926], de Gidley [1930], de Lull [1929] y de los demás autores que ven en *Plesippus* el eslabón de enlace entre *Pliohippus* y los caballos propiamente dichos (1). Sin embargo, Matthew y Stirton [1930, p. 355] han expresado, poco antes del fallecimiento del primero, la idea de que *Equus* puede ser un derivado, no de *Plesippus*, ni siquiera de *Pliohippus*, sino de algún otro género todavía desconocido, que de una parte se asemejaría a *Pliohippus* y de otra a los *Hipparion* del grupo *Neohipparion*; pero dichos investigadores no han dado las razones que los indujeron a apartarse de la opinión más generalizada.

Como quiera que sea, lo que desde luego no se puede admitir, es que el género *Equus* proceda, como todavía quieren algunos autores, de dos líneas filogenéticas distintas, una norteamericana y otra eurasiática. Lo que actualmente sabemos acerca de la evolución, con ser muy poco, es suficiente para obligarnos a rechazar esta hipótesis del origen difilético, sugerida hace largo tiempo por Cope y, al parecer, basada en un falso concepto del principio de la convergencia evolutiva. Ya la consideremos como un fenómeno de especiación por efar-

(1) Sólo por un lapsus involuntario puede haber dicho Hermsdorff [1933, p. 22] que ese eslabón está constituido por *Miohippus*, pues claro está que un género oligoceno-mioceno nunca pudo derivarse de un género plioceno superior.

mosis, o ya la juzguemos resultante de mutaciones casuales, es evidente que la evolución orgánica constituye un proceso de constante diferenciación de especies, y por tanto de géneros. Dos tipos animales, evolucionando paralelamente, y aún en convergencia, pueden dar origen a dos géneros sumamente parecidos entre sí, pero que un género se derive a la vez de dos géneros distintos (o una especie de dos especies),



Los dos tipos de hipocono en las muelas de *Pliohippus*, como probable explicación de esta diferencia dentaria en sus descendientes pleistocenos. A, molar superior de *P. cummingsii*, y B, el mismo diente en *P. spectans*, comparados respectivamente con los molares de *Equus caballus* (C) y de *Hippidion principale* (D).

es algo tan absurdo como una rama nacida de dos troncos o un espermatocito producido por dos espermatogonios. Lydekker [1889, p. 1363], al inclinarse en favor de las ideas de Cope, admitía la posibilidad del origen difilético de *Equus* en vista de que «las especies actuales de *Canis* de la India son probablemente derivadas de las formas pliocenas de la misma región, y las especies brasileras de aquel género tienen sus antecesores de la época de las cavernas en el Bra-

sil»; pero hoy este argumento carece en absoluto de valor, puesto que sabemos que los cánidos de Asia y los de la América del Sud pertenecen a géneros completamente distintos. Tanto el paleontólogo como el biólogo, ya no consideran más el género como un conglomerado convencional de especies semejantes entre sí, sino como un conjunto de formas ligadas, no sólo por un parecido morfológico, sino por la comunidad de origen. Para que un género tenga un doble origen, es decir, para que fuese producto de dos géneros distintos, como para que una especie proceda de dos especies, tendría que haber habido una hibridación, y en los animales, por lo menos en los mamíferos, no hay hibridación en condiciones naturales. Pueden, sí, existir especies domésticas difiléticas, y aún polifiléticas, porque en su formación ha intervenido el hombre, pero una especie salvaje no puede ser resultado de una hibridación, entre otras razones, porque el cruzamiento entre especies distintas con resultados positivos y permanentes supone una gran afinidad, y en la naturaleza las especies muy afines nunca se hallan juntas.

Entendiéndolo así, algunos autores empeñados todavía en ver en *Hipparion* un antecesor de los équidos actuales, al menos en parte, han buscado la manera de hacer compatible esta opinión con la evidencia de una estrecha vinculación filogenética entre *Pliohippus* y los caballos pleistocenos de la América del Norte. Así, Abel [1913, p. 754; 1914, p. 248] considera estos caballos americanos como un género distinto de *Equus*, bajo el nombre de *Neohippus*, el cual descendería de *Pliohippus*, mientras que los verdaderos *Equus* eurasiáticos y africanos se habrían derivado de *Hipparion*; pero esta manera de ver las cosas tropieza con el serio inconveniente de que no hay una diferencia bien marcada entre los caballos pleistocenos americanos y los pleistocenos y actuales del viejo mundo; o, dicho con más exactitud, hay más diferencias entre los distintos caballos cuaternarios de América, o entre las distintas especies eurasiáticas y africanas incluidas generalmente en *Equus*, que entre el conjunto de los primeros y el conjunto de las segundas.

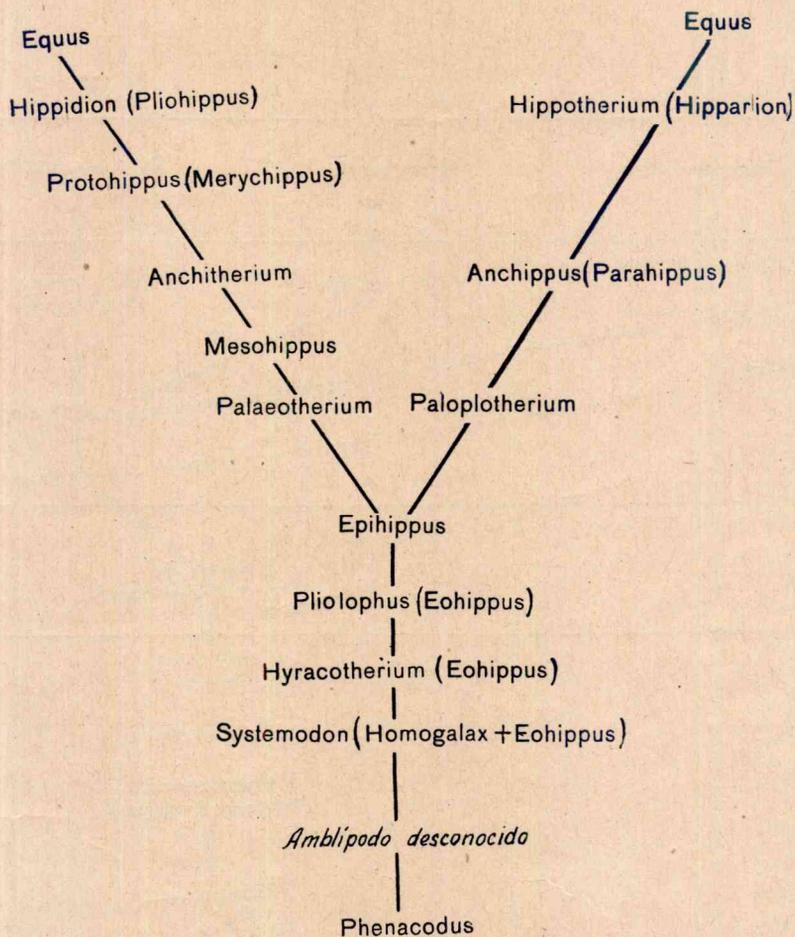
Van Hoepen [1932] prefiere suponer que las únicas descendientes seguras de *Hipparion* son las cebras, de las que a su vez se habría derivado el asno, y que los caballos pueden haber descendido de alguna forma peculiar de *Hipparion*, o más bien de *Pliohippus*. La idea, en cuanto a su primera parte, no es enteramente nueva [Lull, 1907], y está de acuerdo con las interesantes observaciones de Flerov [1931] sobre las diferencias osteológicas entre caballos, cebras y asnos, con mayor semejanza entre los dos últimos grupos que entre cualquiera de ellos y el primero. Si se llegase a comprobar que cebras y asnos

tienen, efectivamente, un origen distinto que los caballos, el viejo pleistoceno de si deben aquellos ser o no separados genéricamente de éstos quedaría resuelto de una vez. Sin embargo, Flerov no ve en dichos grupos más que subgéneros, y por otra parte, si nos decidimos a desmembrar el género linneano *Equus*, como probablemente deberíamos hacerlo de una vez por todas, en buena lógica habremos de admitir más de tres grupos, sean genéricos o subgenéricos. Haughton [1932, p. 408] ha señalado notables diferencias dentarias entre las cebras del grupo *quagga* y la cebra de las montañas, tipo del género o subgénero *Hippotigris*, y son muchos los autores que constituyen con la cebra imperial o de Grévy un grupo aparte (*Dolichohippus* Heller). Es también muy posible que cuando se haga un prolijo estudio comparativo de los caballos pleistocenos del Nuevo Mundo, haya que distinguir dos o más géneros o subgéneros, lo que vendría a complicar el problema. Por otra parte, hay que tener en cuenta las minuciosas investigaciones osteológicas de Motohashi [1930], que le llevan a la conclusión de que el asno y el caballo están estrechamente emparentados, siendo derivados divergentes de un tipo primitivo cuyo actual representante sería *Equus hemionus*. Resumiendo, por el momento hay tantos motivos para retener en un género único, *Equus*, todos los équidos monodáctilos posteriores al Plioceno, como para desmenuzar dicho género en diversos grupos, cuya categoría y extensión varían de acuerdo al criterio de cada autor. Pero, aún aceptando este desmenuzamiento, entiendo que no es posible desatender las razones en que se apoya Joleaud [1933] para rechazar la inclusión de *Hipparion* en la línea filogenética de *Equus*, tomando ambos nombres en su sentido amplio. La coexistencia en Asia y en Africa, durante el Plioceno más superior o el Pleistoceno más inferior, de équidos del tipo cebra y équidos del tipo *Hipparion*, resta mucho valor a la idea de que aquellos procedan de éstos, y es un hecho digno de atención que justamente los hipariones de tipo más moderno son los que presentan caracteres dentarios más diferentes de los que ofrecen las cebras o cualquier otro équido de los generalmente incluidos en *Equus*.

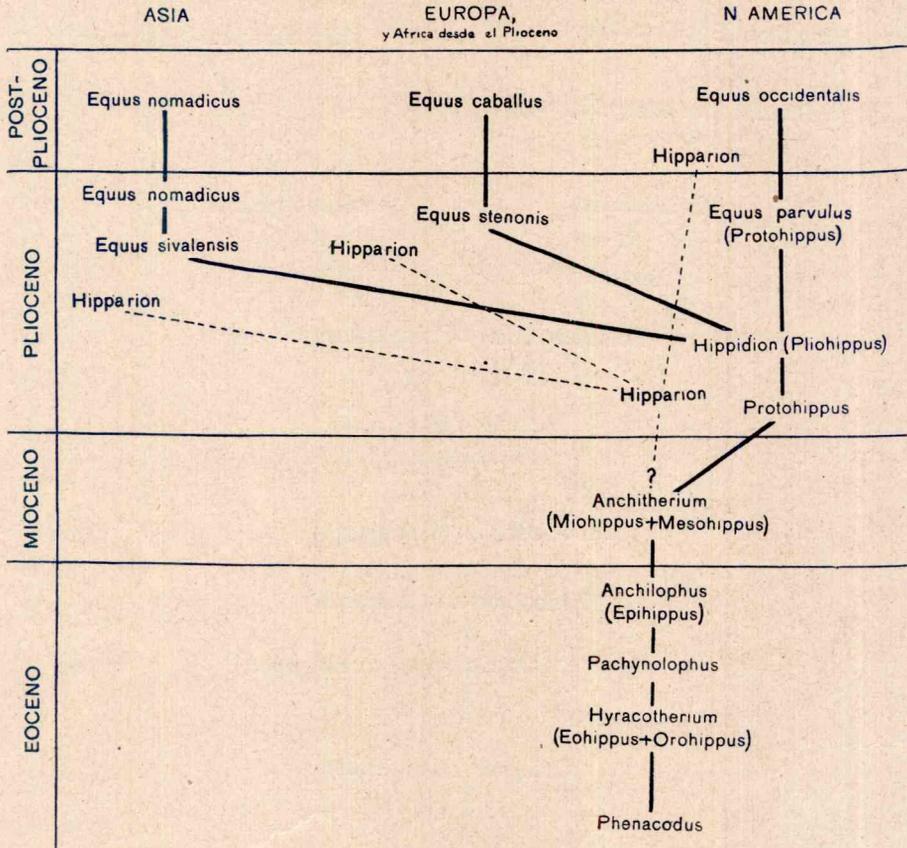
Sean, pues, cuales fueren las diferencias taxonómicas entre los distintos équidos actuales, todo parece indicar su cercano parentesco con los últimos équidos pliocenos de la América del Norte, lo que no excluye la posibilidad de que alguno de aquellos se haya derivado de algún género eurasiático, todavía por descubrir, más o menos afín a dichas formas americanas.

Como resumen, y para dar una idea más clara de cómo se ha venido progresando en el estudio de la evolución de la familia *Equidae*, he creído conveniente completar estas líneas con la reproducción de los

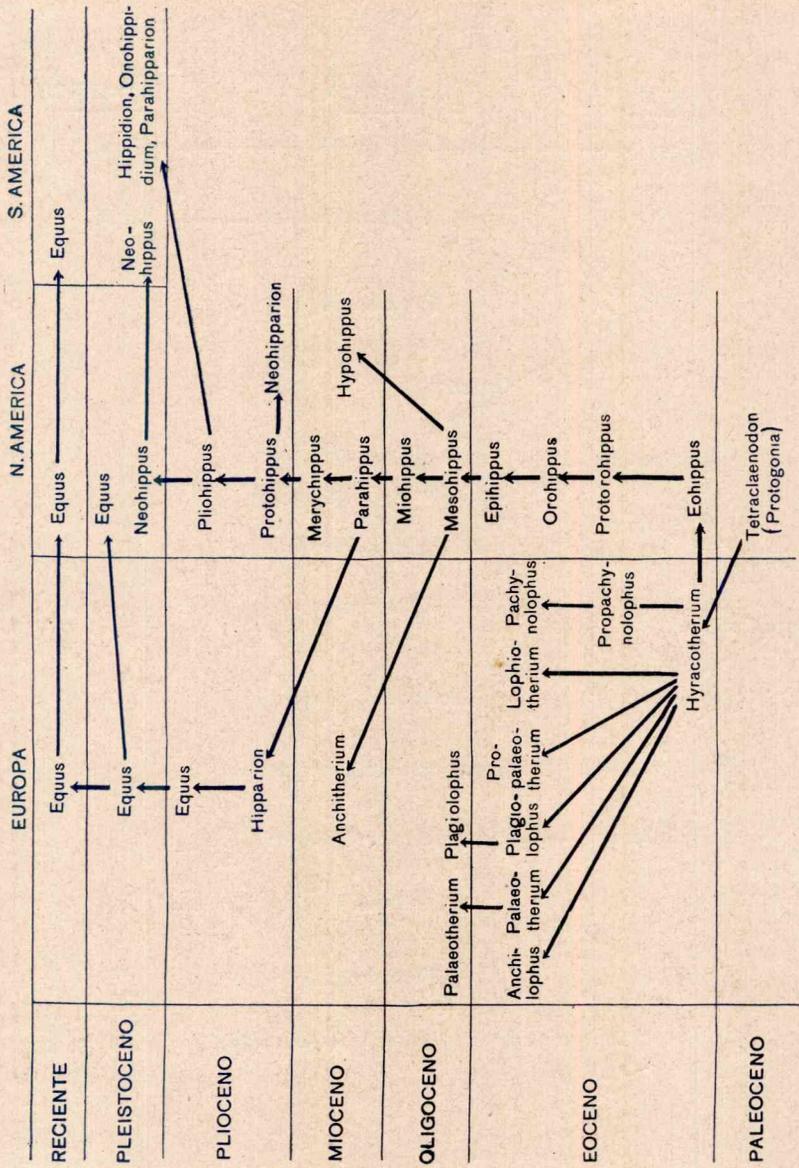
cuadros filogenéticos propuestos por los autores que principalmente han dedicado su atención a este asunto. Con objeto de facilitar la comparación, cuando un autor ha empleado nombres hoy desechados, o que han cambiado de sentido, he indicado entre paréntesis los sinónimos actualmente en uso.



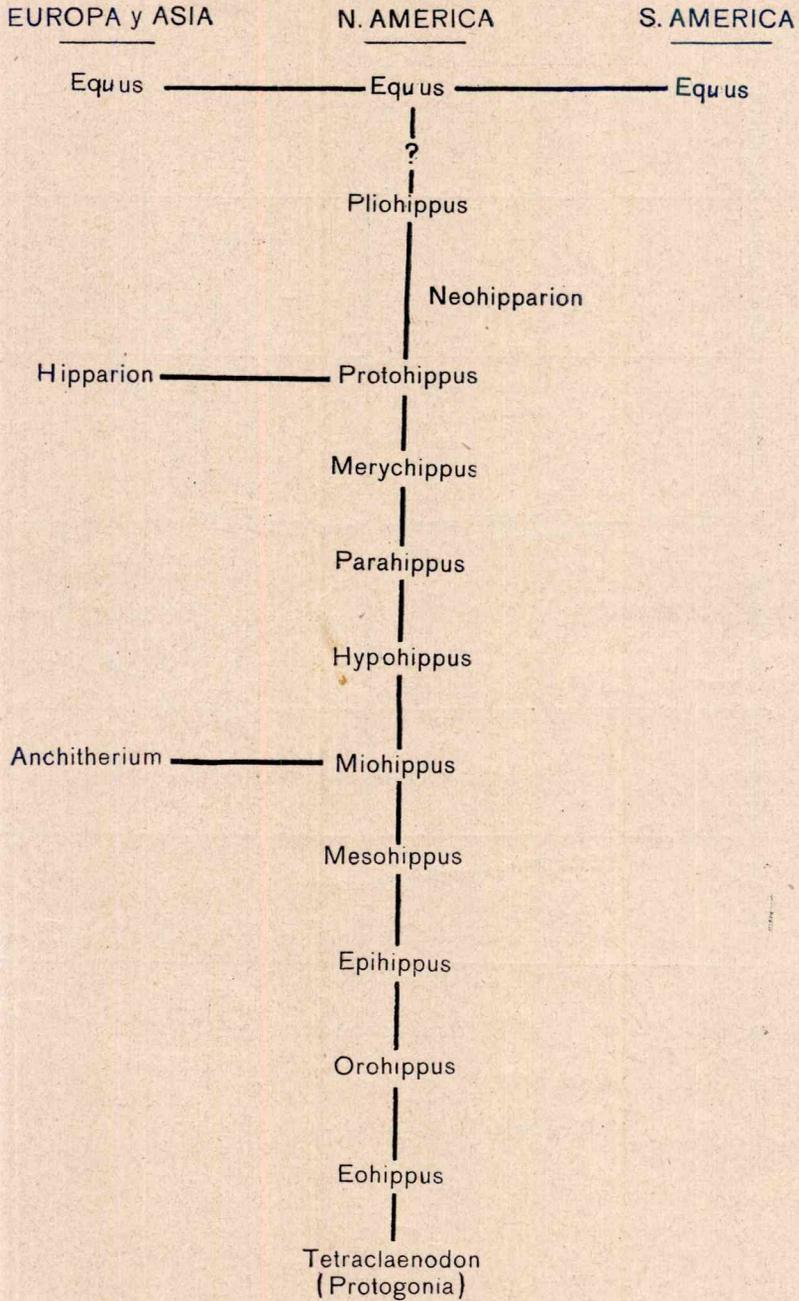
Filogenia de los équidos según Cope, 1887



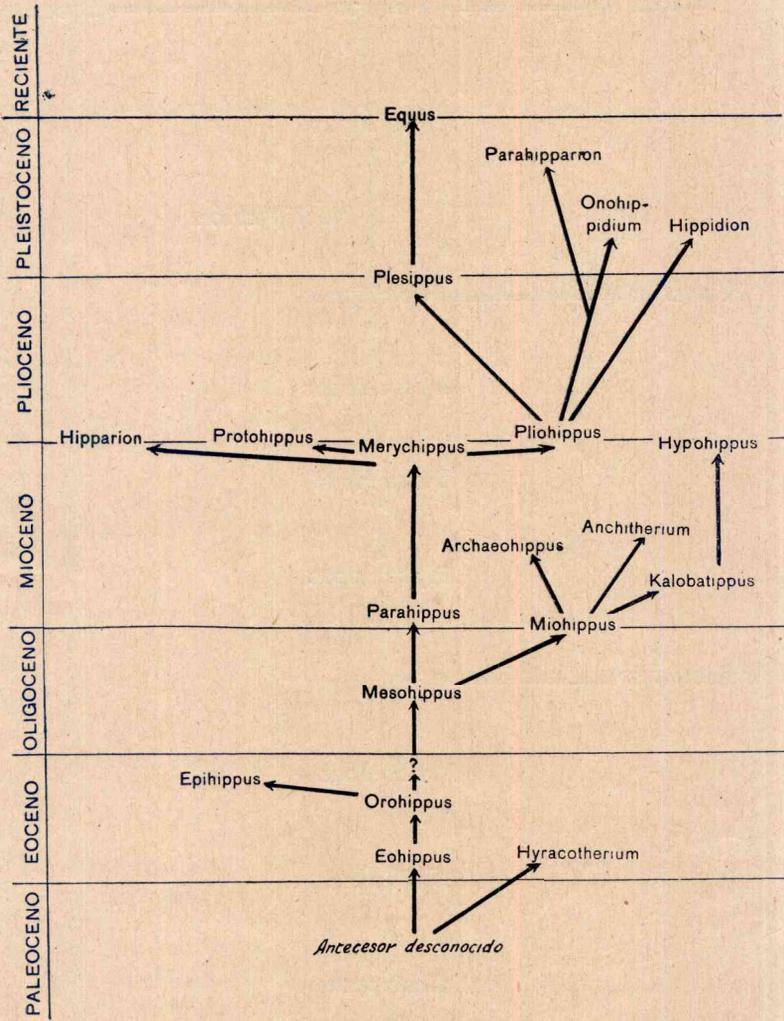
Filogenia de los équidos según María Pavlow, 1888



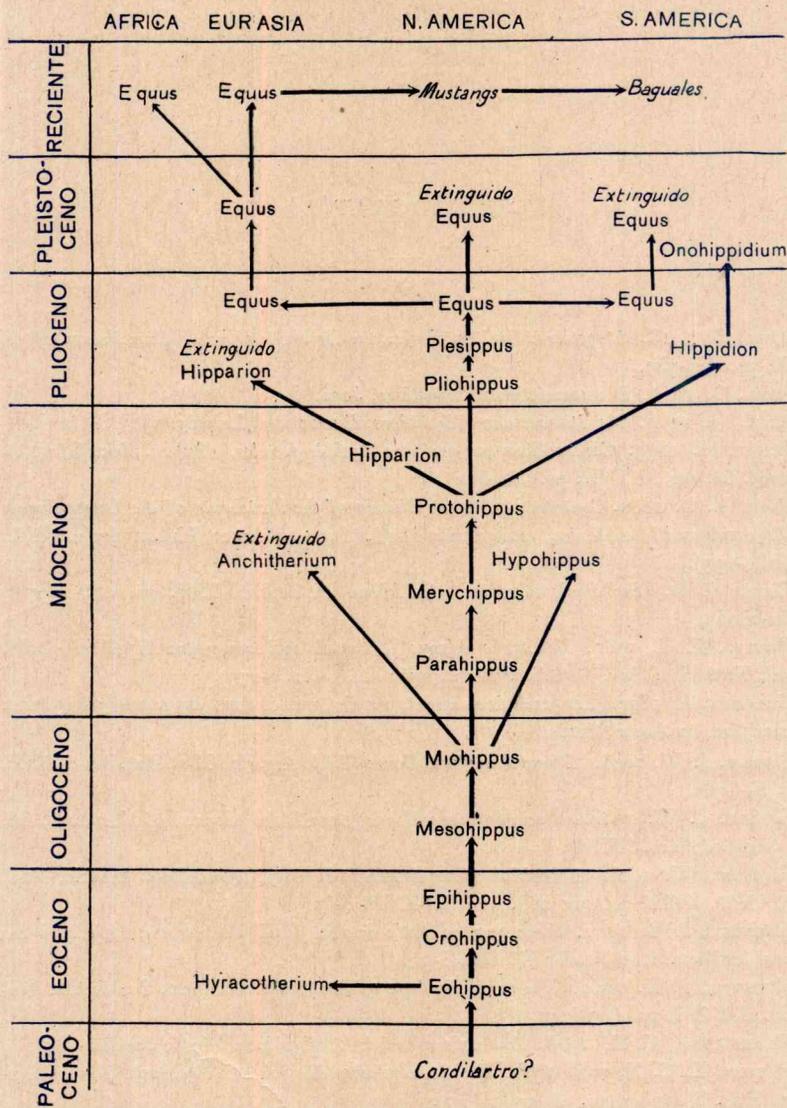
Filogenia de los équidos según Abel, 1914



Filogenia de los équidos según Zittel, modificada por Schlosser y Eastman, 1925



Filogenia de los équidos según Matthew, 1926



Filogenia de los équidos según Lull, 1929

BIBLIOGRAFÍA

- ABEL, O. 1913. *Säugetiere: Paläontologie*, en *Handwörterbuch Naturwissenschaften*, VIII, ps. 695-759.
- ABEL, O. 1914. *Die vorzeitlichen Säugetiere*. Jena.
- ABEL, O. 1919. *Die Stamme der Wirbeltiere*. Berlin und Leipzig.
- BOULE, M. 1899. *Observations sur quelques Equidés fossiles*. (Bull. Soc. Géol. de France, 3a. ser., XXVII, ps. 531-542).
- COPE, E. D. 1882. *Contributions to the History of the Vertebrata of the Lower Eocene of Wyoming and New Mexico, made during 1881*. (Proceed. Amer. Philos. Society, XX, ps. 139-197).
- COPE, E. D. *The Perissodactyla*. (American Naturalist, XXI, ps. 985-1007 y 1060-1076).
- FLEROV, K. K. 1931. *Nekotorye dannye po kraniologii semeystva Equidae*. (Dokl. Akad. Nauk Soi. Sov. Socialist. Resp., 1931, A, ps. 269-272).
- GRAUDRY, A. 1877. *Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques: Mammifères tertiaires*. Paris.
- GIDLEY, J. W. 1903. *A new three-toed Horse* (Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., XIX, ps. 465-476).
- GIDLEY, J. W. 1930. *A new Pliocene Horse from Idaho* (Journ. of Mammal., XI, ps. 300-303, lám. XVIII).
- GRANGER, W. 1903. *A Revision of the American Eocene Horses*. (Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., XXIV, ps. 221-264, lám. XI-XVIII).
- HATCHER, J. B. 1901. *Some new or little known fossil Vertebrates*. (Ann. of the Carnegie Mus., I, ps. 128-144, lám. I-V).
- HUGHTON, S. H. 1932. *The fossil Equidae of South Africa*. (Ann. South Afr. Museum, XXVIII, ps. 407-427).
- HERMSDORFF, G. H. 1933. *Zootecnia especial: 1, Equideos*. Río de Janeiro.
- HOEPEL, E. C. N. VAN. 1932. *Die Stamlyn van die Sebras*. (Paleont. Navors. Nation. Mus. Bloemfontein, II, ps. 25-37).
- JOLEAUD, L. 1933. *Un nouveau genre d'équidé quaternaire de l'Omo, Abyssinie*. (Bull. Soc. Géol. de France, 5a ser., III, ps. 7-28, lám. I).
- LUCAS, F. A. 1922. *Animals of the Past*. 6a edic., New York.
- LULL, R. S. 1907. *The Evolution of the Horse Family as illustrated in the Yale Collections*. (Amer. Journal of Science, 4a ser., XXIII, ps. 161-182).
- LULL, R. S. 1929. *Organic Evolution*. 2a edic., New York.
- LYDEKKER, R. 1889. *Palaeozoology, Vertebrata*, en NICHOLSON y LYDEKKER: *A Manual of Palaeontology for the use of Students*. 3a edic., Edinburgh and London.

MATTHEW, E. D. 1897. *A Revision of the Puereco Fauna*. (Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., IX, ps. 259-333).

MATTHEW, W. D. 1903. *The Evolution of the Horse*. (Suppl. Americ. Museum Journal, III, n.º 1; Guide Leaflet, n.º 9).

MATTHEW, E. D. 1924. *A new link in the Ancestry of the Horse*. (Americ. Mus. Novit, n.º 131, ps. 1-2).

MATTHEW, E. E. 1926. *The Evolution of the Horse*. (Quart. Rev. Biol., I, ps. 139-185).

MATTHEW, W. D. 1928. *The Evolution of the Mammals in the Eocene*. (Proc. Zool. Soc. London, 1927, ps. 947-986).

MATTHEW, W. D. y CHUBB, S. H. 1913. *Evolution of the Horse*. (Guide Leaflet Americ. Mus. Nat. Hist., n.º 36, 3ª edic.).

MATTHEW, W. D. y STIRTON, R. A. 1930. *Equidae from the Pliocene of Texas*. (Univers. of California Publ., Bull. Geol. Scienc., XIX, n.º 17, ps. 349-396, láms. XLV-LVIII).

MOTOHASHI, H. 1930. *Craniametrical studies on skulls of wild asses from West Mongolia*. (Mem. Tottori Agricult. College, I, ps. 1-62, láms. I-V).

OSBORN, H. F. 1898. *Remounted skeleton of Phenacodus primaevus*. (Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., X, ps. 159-164, lám. XII).

OSBORN, H. F. 1910. *The Age of Mammals in Europe, Asia and North America*. New York.

OSBORN, H. F. 1918. *Equidae of the Oligocene, Miocene, and Pliocene of North America*. (Mem. Americ. Mus. Nat. Hist., new ser., II, I, ps. 1-217, láms. I-LIV).

PAVLÓW, M. 1888. *Etudes sur l'histoire paléontologique des ongulés: II, Le développement des Equidae*. (Bull. Soc. Imp. des Nat. Moskou, n. ser., II, ps. 135-182, láms. I-II).

RIGGS, E. S. 1932. *The Geological History and Evolution of the Horse*. (Field Mus. Nat. Hist., Geol., Leaflet 13).

SCHLOSSER, M. 1885. *Beiträge zur Kenntniss der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer*. (Morphol. Jahrbuch, XII, ps. 1-136, láms. I-VI).

SEFVE, I. 1927. *Die Hipparionen Nord-Chinas*. (Palaeont. Sinica, C, IV, 2, ps. 55-67, láms. VI-VII).

TROXELL, E. L. 1916. *An early Pliocene one-toed Horse*. (Americ. Journ. of Science, 4ª ser., XLII, ps. 335-348).

WORTMAN, J. L. 1883. *L'Origine du cheval*. (Revue Scientifique, 3ª ser., XXXI, ps. 705-714).

ZITTEL, K. A. VON. 1895. *Grundzüge der Palaeontology*. München und Leipzig.

ZITTEL, K. A., SCHLOSSER, M. y EASTMAN, G. R. 1925. *Text-Book of Palaeontology, III: Mammalia*. London.

