fQE
882
42884
1903
Veet. Pal.

FROM
PHILOSOPHICAL SOCIETY
--OF--
WASHINGTON.

ANALES DEL MUSEO DE LA PLATA

MATERIALES PARA LA HISTORIA FÍSICA Y MORAL DEL CONTINENTE SUD-AMERICANO

PUBLICADOS BAJO LA DIRECCIÓN DE FRANCISCO P. MORENO, DIRECTOR DEL MUSEO

SECCIÓN PALEONTOLOGICA

V

LOS UNGULADOS SUDAMERICANOS

POR EL

Dr. SANTIAGO ROTH

ENCARGADO DE LA SECCIÓN PALEONTOLOGICA DEL MUSEO DE LA PLATA

Con cuatro láminas

LA PLATA

TALLERES DE PUBLICACIONES DEL MUSEO

MCMIII

PHILOSOPHICAL SOCIETY
NATIONAL MUSEUM
184427

LIBRARY
OF THE
MUSEUM OF
NATURAL HISTORY
OF THE
CITY OF
NEW YORK

ANALES DEL MUSEO DE LA PLATA

SECCIÓN PALEONTOLÓGICA

V

ANALES DEL MUSEO DE LA PLATA

MATERIALES PARA LA HISTORIA FÍSICA Y MORAL DEL CONTINENTE SUD-AMERICANO

PUBLICADOS BAJO LA DIRECCIÓN DE FRANCISCO P. MORENO, DIRECTOR DEL MUSEO

SECCIÓN PALEONTOLÓGICA

V

LOS UNGULADOS SUDAMERICANOS

POR EL

Dr. SANTIAGO ROTH

ENCARGADO DE LA SECCIÓN PALEONTOLÓGICA DEL MUSEO DE LA PLATA

Con cuatro láminas

LA PLATA

TALLERES DE PUBLICACIONES DEL MUSEO

MCMIII

LOS UNGULADOS SUDAMERICANOS

POR EL

Dr. SANTIAGO ROTH

I

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LA SISTEMÁTICA DE LOS MAMÍFEROS EN GENERAL

Desde que Darwin ha comprobado la variabilidad de la especie y ha fundado la doctrina del desarrollo gradual en el mundo orgánico, se han hecho grandes esfuerzos para implantar la sistemática de los mamíferos sobre bases filogenéticas. Pero, á pesar de que hace decenas de años que se trabaja con toda actividad en este sentido, no se ha llegado á establecer la filogenia de un solo orden de mamíferos que sea comprobada indiscutiblemente. Este resultado desfavorable da á los antidarwinistas motivo para levantar más alta la voz contra esta teoría. ¿No ha manifestado Virchow, hace poco tiempo en una conferencia, que la disposición de transformación en la especie, tal como la pide la teoría de Darwin, es muy limitada, según las observaciones exactas, y, cuando en realidad se presenta, es patológica? En mi concepto, el resultado poco satisfactorio, obtenido durante los treinta años en que se trata de reformar la sistemática sobre principios filogenéticos, no formula una prueba negativa por lo teoría de la transformación gradual, sino demuestra únicamente que los métodos empleados han sido defectuosos y por eso no han tenido el éxito deseado.

La filogenia de los mamíferos no arrancó desde un principio de algo positivo; se vió cierto parentesco en algunos grupos, pero se suponía que todos los mamíferos se desarrollaron de un solo prototipo. Se llegó á presumir que éste debía ser de una organización muy compleja, provisto de centenares de dientes, fundándose en la opinión que los órganos que forman el esqueleto, por ejemplo, deben haber aparecido desde un principio en su número completo, creyendo que después no aparecieron partes nuevas análogas ú homólogas á las primeras y que un órgano desaparecido por atrofia nunca pudiera reaparecer.

Sobre la base de un prototipo puramente imaginario, se comenzó, con ayuda de la ontogenia, á construir árboles genealógicos incluyendo en ellos, tan bien ó tan mal, como se pudo, los tipos extinguidos, llenando los vacíos con formas ideales y de esta manera prescribiendo á la paleontología las formas de mamíferos que debiera descubrir. Como en muchos casos los descubrimientos paleontológicos demostraron lo contrario de lo que

se esperaba, la biología argumentaba que los fósiles no eran conducentes para resolver problemas biológicos y se decía que por su conservación defectuosa eran utilizables solamente para llenar detalles. Sin embargo, únicamente la paleontología puede suministrar los documentos históricos incontestables, y si ella no puede establecer la sistemática sobre bases naturales, menos lo puede hacer cualquier otro método de la ciencia biológica. Esta convicción se abre hoy siempre más camino.

No desconozco los grandes servicios que la ontogenia puede prestar en esta cuestión; pero, precisamente el método seguido por ella, ha contribuido mucho á los fracasos que ha sufrido la tentativa de establecer filiaciones genealógicas. Si bien es cierto que en el desarrollo del individuo se observan algunas formas primitivas muy persistentes, que permiten hacer conjeturas hipotéticas, hay en cambio muchas formas de gran importancia para la filogenia que los antepasados de un tipo dado han adquirido transitoriamente para acomodarse á otro régimen de vida y que, en el desarrollo individual, están completamente oprimidas. La embriología no debe nunca sobreponerse á la paleontología, y, solamente cuando puede apoyarse en hechos reales de desarrollo histórico, tendrá ella facultad para resolver cuestiones de parentesco. Los fenómenos embrionales nos son comprensibles solamente por los hechos filogenéticos; lo que voy á ilustrar por el caso siguiente que me ha sucedido:

Cuando tenía entre manos el estudio de los centenares de piezas de *Toxodon* que posee el Museo de La Plata, me llamaron la atención dos incisivos inferiores en estado de desarrollo, correspondientes al $i_{\frac{1}{2}}$. Uno de ellos implantado en la mandíbula y el otro suelto, ambos provienen de una colección comprada al señor Ameghino. Estos incisivos muestran la particularidad que la cara labial es bilobada; la cara lingual presenta cíngulos laterales y una ancha cresta en el medio y está cubierta de esmalte. En el correspondiente incisivo completamente desarrollado, esta cara es desprovista de esmalte y lisa; también la cara inferior es lisa, sin surco ú ondulación en el medio.

Estas piezas han pasado por las manos de varios paleontólogos, pero ninguno ha hecho mención de esta forma particular. Yo comprendí que esta forma debía tener alguna relación con los antepasados, pero no encontré, en aquel tiempo, ninguna explicación y no la he mencionado tampoco. Hoy que conozco los antecesores del *Toxodon* del tiempo terciario inferior y sé que los incisivos inferiores de éstos son bilobados, provistos de cíngulos y de una cresta en el medio, sé también que se trata de una forma que en el *Toxodon* se manifiesta solamente en el segundo incisivo inferior en estado germinante⁽¹⁾. No conozco el $i_{\frac{1}{2}}$ en este estado; el $i_{\frac{2}{3}}$ no presenta ya esta forma, apenas se puede distinguir todavía la cresta del medio en la cara lingual. Otro tanto se puede decir de los molares. Antes de estar en uso, algunos demuestran todavía la construcción de los antepasados, mientras que en otros, por ejemplo en los dientes germinantes de los premolares superiores, no es posible reconocer la forma primitiva.

En este sentido, la ontogenia (el estudio del desarrollo del individuo hasta su estado adulto) puede prestar grandes servicios, y, en casos de convergencia, es á veces el único medio para comprobar la verdadera filogenia de tipos muy especializados.

Los molares completamente desarrollados del hombre, muestran por ejemplo mucha analogía con ciertos tipos del grupo *Suina* y no faltan sabios que de esta analogía han deducido relaciones filogenéticas entre los Primates y los Suinas⁽²⁾. Pero, por las formas de los dientes germinantes, bien se puede ver que se trata solamente de un caso de convergencia y que en el desarrollo de la dentadura de estos dos grupos existen diferencias fundamentales.

(¹) Diente germinante = Keimzahn.

(²) Véase BRANCO: Die menschenähnlichen Zähne aus dem Böhnerz der schwäbischen Alp. Stuttgart 1898, pág. 122 y 123.

Más adelante se verá que el desarrollo germinante de toda la dentadura del hombre (incisivos, caninos, premolares y molares) demuestra que ésta está construída sobre un sistema dentario de un grupo de mamíferos cretáceos de la Patagonia, del cual se han especializado, de distinta manera, varios sistemas dentarios secundarios, de formas divergentes unos y convergentes otros. Se puede ver también que la dentadura del hombre y la del suborden Simiae se han especializado de una manera análoga, pero que la del hombre ha conservado algunas formas primitivas que, en los monos conocidos, están especializadas.

Si se quisiera construir la rama filogenética del hombre sobre los datos mencionados, se tendría que llenar todo el vacío desde los tipos cretáceos hasta el hombre fósil del Plioceno con formas hipotéticas. (Es de advertir aquí que conocemos solamente el grupo cretáceo, pero no el tipo del cual éste puede descender.)

La gran mayoría de los autores, que se han ocupado de la filogenia del hombre, lo derivan del tronco de un mono del Mioceno, de un tipo hipotético atropomorfo. Es tanta la creencia que el hombre descende del mono que muchos autores no creen en el hombre fósil plioceno porque no presenta caracteres del mono. Los descubrimientos de los fósiles cretáceos demuestran, empero, que la separación de estas dos ramas se verificó por lo menos en la base del tronco Primates. Por otra parte, la rama filogenética arriba mencionada del hombre, se apoyaría sobre el desarrollo de un solo órgano: sobre la dentadura, en este caso.

De la misma manera se ha procedido también en la sistemática.

Sobre los caracteres de la piel se ha fundado el grupo Paquidermo, incluyéndole el elefante, el rinoceronte, el hipopótamo, el tapir, el cerdo, etc.

Algunos autores, considerando que el elefante, por su trompa, debiera ser separado de los otros tipos, establecieron sobre la construcción de la nariz un grupo nuevo: Probosidia. En cambio, se agregaron otros tipos á los paquidermos. Burmeister colocó, por ejemplo, en este grupo, á más de los mencionados, los géneros *Equus*, *Macrauchenia*, *Toxodon*, etc.; animales todos que no presentan afinidades entre sí.

Otros autores clasificaron los Ungulados sobre la construcción del pié y establecieron en el principio tres grupos: *Solidungula*, *Bisulca* y *Multungula*. Esta agrupación se inició sin miras filogenéticas, pero en los tiempos modernos se amplió y se le asigna ahora valor filogenético.

Hoy tenemos en el orden *Ungulata* varias familias fundadas casi exclusivamente sobre la construcción del pié y que se consideran emparentadas entre sí. Yo no quiero afirmar que no se pueden deducir relaciones filogenéticas de la construcción del pié, pero este último nos presenta los más frecuentes casos de convergencia; precisamente en este órgano es sumamente difícil averiguar si se trata de homología ó solamente de convergencia, mientras que, en la dentadura, se puede contar con la ayuda del desarrollo ontogénico, cuando se presentan casos de convergencia (dientes germinantes fósiles se encuentran con bastante frecuencia); este método no es aplicable en el pié de tipos extinguidos y en los mismos tipos actuales es difícil sacar algo positivo.

La práctica está demostrando que el método de basarse solamente sobre la construcción del pié, no da buen éxito. Si se quiere ser consecuente, no se obtiene agrupaciones naturales por este medio y muchos autores lo han combatido. Seguramente, Ameghino no hubiera colocado la familia *Notohippidae* con los *Litopternos* ⁽¹⁾, ni el *Homalodontotherium* con los *Ancylopodos*, si no hubiese dado tanto valor á los

(1) Ameghino ha separado últimamente esta familia de los *Litopternos* y ha fundado el orden *Hippoidea* en el cual incluye las familias *Notohippidae* y *Equidae*, «basándose en la forma del astrágalo». (Faune mammalogique des couches à Colpodon. «Boletín de la Academia Nacional de Ciencias», tomo XVII, 1902.)

caracteres del pié. Con tanta ó más razón se pudiera colocar el *Thoratherium* en el género *Equus*.

En resumen, si se tiene en cuenta la manera de proceder que se ha observado en la sistemática de los Ungulados, no es de extrañar que no haya dos autores que estén de acuerdo en todo y que, especialmente sobre la colocación de los Ungulados sudamericanos, existan opiniones tan divergentes.

Para demostrar esta divergencia, citaré las obras de tres autores:

LYDEKKER: Estudios sobre los Ungulados extinguidos de la Argentina, «Anales del Museo de La Plata», Paleontología Argentina II, 1893.

ZITTEL: Handbuch der Palaeontologie, 1893.

AMEGHINO: Los Mamíferos fósiles de la República Argentina, 1889.

LYDEKKER divide los Ungulados argentinos en tres subórdenes⁽¹⁾: *Toxodontia*, *Astrapotheria* y *Litopterna*.

En el suborden *Toxodontia* coloca tres familias:

- 1ª *Pachirucidae*, representada por los géneros *Pachyrucus* y *Hegetotherium*.
- 2ª *Typotheridae*, representada por el género *Typotherium*.
- 3ª *Toxodontidae*, representada por los géneros *Toxodon*, *Toxodonthidium*, *Xotodon*, *Stenostephanus* y *Nesodon*.

En el suborden *Astrapotheria* coloca dos familias:

- 1ª *Homalodontotheridae*, representada por el género *Homalodontotherium*.
- 2ª *Astrapotheridae*, representada por el género *Astrapotherium*.

En el suborden *Litopterna* coloca también dos familias:

- 1ª *Proterotheridae*, representada por los géneros *Diadiaphorus*, *Epitherium* y *Proterotherium*.
- 2ª *Macrauchenidae*, representada por los géneros *Oxyodontotherium*, *Scalabrinia* y *Macrauchenia*.

ZITTEL también hace tres subórdenes: *Toxodontia*, *Typotheria* y *Perissodactyla*.

En el suborden *Toxodon* coloca cuatro familias:

- 1ª *Homalodontotheridae*, representada por el género *Homalodontotherium*.
- 2ª *Astrapotheridae*, representada por los géneros *Astrapotherium*, *Listriotherium*? y *Astrapodon*.
- 3ª *Nesodontidae*, representada por los géneros *Nesodon*, *Acrotherium*, *Adinothidium*, *Gronotherium*?, *Phoberiotherium*?, *Naunodus*?, *Notohippus*?, *Radinothidium*, *Palaeolithaps*? y *Stenostephanos*?
- 4ª *Toxodontidae*, representada por los géneros *Xotodon*, *Eutomodus*?, *Haplodontherium*, *Trachytherus*, *Toxodon*, *Eutriconodon* y *Dilobodon*?

En el suborden *Typotheria* coloca dos familias:

- 1ª *Protypotheridae*, representada por los géneros *Protypotherium*, *Patriarchus*, *Interratherium*, *Icochilus* y *Hegetotherium*.

(1) De los Ungulados actuales y de los que han inmigrado en los tiempos geológicos modernos no hago mención, sino de los tipos sudamericanos.

- 2ª Typotheridae, representada por los géneros Pachyrucos, Eutilomorphus? y Typotherium.

En el suborden Perissodactyla coloca también dos familias:

- 1ª Proterotheridae, representada por los géneros Diadiaphorus, Thoatherium, Proterotherium, Brachytherium y Epitherium.
2ª Macrauchenidae, representada por los géneros Theosodon, Coelosoma, Pseudocoelosoma, Scalabrinitherium, Mesorhinus?, Oxydontherium y Macrauchenia.

AMEGHINO no ha seguido el sistema de los otros autores. Él divide los Ungulados en seis tribus y éstos en órdenes y subórdenes. Los tipos en cuestión están incluidos en los subórdenes siguientes: Toxodontia, Litopterna, Pantodonta, Taligrada.

En el suborden Toxodontia coloca seis familias:

- 1ª Toxodontidae, representada por los géneros Toxodon, Toxodontherium, Haplo-dontherium, Dilobodon y Trigodon.
2ª Xotodontidae, representada por los géneros Eutomodus, Xotodon, Stenostephanos y Lithaps.
3ª Typotheridae, representada por los géneros Typotherium, Eutelomorphus, Pachyrucos y Hegetotherium.
4ª Protoxodontidae, representada por los géneros Protoxodon, Adinotherium, Acrotherium, Phobereotherium, Adelphotherium, Gronotherium, Rhadinotherium y Colpodon.
5ª Interatheridae, representada por los géneros Interatherium, Icochilus, Protypotherium y Patriarchus.
6ª Atryphtheridae, representada por los géneros Atryphtherium, Scopotherium y Nesodon.

En el suborden Litopterna coloca tres familias:

- 1ª Macrauchenidae, representada por los géneros Macrauchenia, Scalabrinitherium, Oxyodontotherium, Diastomicodon, Mesorhinus y Theosodon.
2ª Homalodontotheridae, representada por el género Homalodontotherium.
3ª Proterotheridae, representada por los géneros Proterotherium, Brachytherium, Thoatherium, Diadiaphorus, Licaphrium y Epitherium.

En el suborden Pantodonta coloca una familia:

- 1ª Coryphodontidae, representada por los géneros Pyrotherium, Planodus, Adolotherium y Adrustotherium.

En el suborden Taligrada coloca también una familia:

- 1ª Astrapotheridae, representada por el género Astrapotherium.

Ameghino ha ampliado y modificado mucho su sistemática desde que apareció la obra citada, pero sus clasificaciones más recientes tampoco pueden satisfacer, porque contienen grandes contradicciones.

Este autor coloca el género Didolodus, por ejemplo, en la familia Phenacodontidae⁽¹⁾ y por lo tanto en el suborden Condylarthra, pero al mismo tiempo considera que este

(1) AMEGHINO: Mammifères crétacés de l'Argentine. «Boletín del Instituto Geográfico Argentino», tomo XVIII, pág. 437; 1897.

género forma la base del suborden Artiodactyla y dice á este respecto: «Il est à peu près certain que ce genre constitue la souche des Artiodactyles bunodontes⁽¹⁾.» Lo que más nos extraña, es que encontramos, en otro trabajo, el mismo género como tipo intermediario en la línea filogenética de los Proboscideos⁽²⁾.

Con esto no quiero criticar los trabajos de Ameghino ó de otros autores, sino demostrar simplemente las dificultades con que se tropieza cuando uno quiere ocuparse de la sistemática de los Ungulados argentinos. Se esperaba que los descubrimientos de los fósiles del Cretáceo y las formas intermediarias facilitarían la sistemática; pero, de cierta manera, éstos han aumentado las dificultades. No se puede negar, sin embargo, que las relaciones filogenéticas, no sean más evidentes; pero, en cambio tenemos más dificultades en fijar los límites entre una y otra familia.

Dado que los conceptos por variaciones, especies, géneros, familias, etc., son de naturaleza subjetiva en la sistemática, forzosamente tendrán que surgir polémicas cuando se trate de tipos que forman transiciones.

Ameghino ha formado de unos tipos de mamíferos muy característicos del Cretáceo una familia Notopithecidae que coloca en el orden Primates, mientras que yo, con otros paleontólogos, consideramos todas las especies y géneros de esta familia como verdaderos Ungulados, á pesar de que no se puede desconocer que presentan afinidades con los Primates. Muchos otros casos son todavía más difíciles de resolver.

En el Museo de La Plata, tenemos restos de más de cuatrocientos individuos de la formación cretácea superior que, examinados aisladamente, parecen pertenecer á una sola familia con pocos géneros y especies buenos, pero con un sinnúmero de variedades. Entre estos restos hay dentaduras que presentan los caracteres generales de esta familia cretácea; pero examinándolos detenidamente, diente por diente, y comparándolos con la dentadura de los géneros terciarios, se notan en algunos molares modificaciones al parecer individuales que se han desarrollado más tarde en caracteres constantes de familias y subórdenes terciarios.

Aquí se nos presenta uno de estos casos en los cuales las opiniones están muy divergentes: unos consideran los tipos en cuestión como una simple variación de una especie de los mamíferos cretáceos, mientras que otros los toman como pertenecientes á uno de los subórdenes del tiempo terciario.

Es cierto que, en el caso presente, se trata más bien de una cuestión de interpretación que siempre ha existido y que, difícilmente, podrá reglamentarse, pero los descubrimientos de los últimos años han puesto de manifiesto relaciones de parentesco que no se pueden expresar en la sistemática actual.

Las familias, géneros y especies, que forman un suborden ú orden, son considerados como una línea filogenética dentro la cual los diversos tipos descienden unos de otros; el orden representa gráficamente un árbol genealógico en el cual las familias figuran como ramas que nacen del tronco principal y que, á su vez, se subdividen en subfamilias, géneros y especies. Ahora los descubrimientos de tipos cretáceos demuestran en muchos casos que los tipos que constituyen un orden no forman un árbol sino una mata genealógica⁽³⁾.

Los géneros Toxodon, Trigodon, Xotodon, Nesodon no forman una familia dentro de la cual los géneros se han desarrollado uno del otro, sino cada uno forma una rama que arranca de las raíces de una mata genealógica del Terciario inferior de la cual nacen también otras ramas como los Notohippidos y los Leontinidos. Otro tanto

(1) AMEGHINO: Notices préliminaires sur les ongulés nouveaux des terrains crétacés de la Patagonie. «Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba», tomo XVI, Julio 1901.

(2) AMEGHINO: Línea filogenética de los Proboscideos. «Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie 3, tomo VIII, pág. 24, 1902.

(3) Mata genealógica = Stammbusch (LECHE).

sucede en el suborden Typotheria: los géneros Typotherium, Pachyrucos, Protypotherium é Icochilus forman cada uno una línea filogenética para sí que se ha desarrollado paralelamente una al lado de la otra, pero tampoco de un solo género típico, sino de un grupo de tipos muy característicos del Cretáceo superior de la Patagonia y que Ameghino considera pertenecientes al orden Primates. Aunque éstos no fueran reconocidos como Primates, siempre formarían un grupo muy distinto del suborden Typotheria. Estas clases de relaciones no están previstas en la sistemática, iniciada por Linné sin miras filogenéticas. Sin embargo, no sería conveniente reformar la sistemática actual de los mamíferos antes de conocer con exactitud la filogenia de los diversos grupos, como lo ha demostrado Steinmann ⁽¹⁾. Los cambios se pueden hacer solamente poco á poco, á medida que se va descubriendo la verdadera filogenia de las especies, géneros, familias, etc. Pero para poder averiguar ésta, hay que atenerse solamente á lo que produce la naturaleza, sin preocuparse de lo que prescribe la zoología sistemática que, como se sabe, es abstracta y subjetiva ⁽²⁾.

Comparando los Ungulados sudamericanos con los de otras regiones del globo, resulta que tenemos aquí tres categorías:

La primera comprende los Ungulados inmigrados que viven actualmente ó que se encuentran en las formaciones superiores y que no tienen afinidades con los tipos de las formaciones inferiores.

La segunda se compone de Ungulados extinguidos que se hallan tanto en las formaciones superiores como en las inferiores y cuyas familias se han desarrollado aquí, presentando afinidades con los Ungulados de otros países.

La tercera categoría está representada por familias extinguidas que se han desarrollado solamente aquí y que no tienen afinidades con los Ungulados de otros países.

Esta última categoría forma un gran grupo, muy interesante, que se presta mejor que ningún otro á dilucidar las relaciones entre las diversas familias; pero, como estos mamíferos presentan analogía con tipos de diferentes órdenes, han ofrecido grandes dificultades para darles colocación en la sistemática.

Cuando se descubrieron los primeros representantes de este grupo, que he designado con el nombre *Notoungulata* (los géneros *Toxodon*, *Nesodon* y *Typotherium*), algunos autores los tomaron por *Roedores*; otros veían en ellos *Desdentados*; por último, se colocaron con los *Ungulados* y se estableció un suborden especial. Hoy encontramos otra vez tipos colocados no solamente en diversos subórdenes de los Ungulados, sino también en los órdenes *Tillodontia* y *Primates*.

Hace más de treinta años, Rütymeyer indicó que estos tipos tan raros debieran ser reunidos en un orden especial; se estableció entonces un suborden *Toxodontia* y más tarde el de *Typotheria*. Sin embargo, cada vez que se descubrieron nuevas formas, se volvía á colocarlas en grupos característicos del hemisferio norte. Esto está motivado por la circunstancia que muchos de estos tipos presentan en uno ú otro órgano tanta analogía con familias de otros grupos que siempre se vuelve á confundir los casos de convergencia con la homología.

Entre tanto, los tipos del grupo *Notoungulata* muestran una particularidad en la construcción de los huesos temporales que no existe en ningún otro suborden de los Ungulados. Encontramos esta particularidad tanto en los tipos cretáceos como en los últimos representantes de la formación cuaternaria; esta particularidad forma, por consiguiente, un carácter típico y constante, como lo es, por ejemplo, el ángulo mandibular invertido en los Marsupiales, de manera que se puede averiguar por este carácter

⁽¹⁾ STEINMANN: Palaeontologie und die Abstammungslehre am Ende des Jahrhunderts. Rektoratsrede. Freiburg, 1899.

⁽²⁾ Véase lo que á este respecto dice LECHÉ: Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems bei den Säugetieren. II. Teil, Phylogenie. Stuttgart, 1902.

en los casos dudosos, si un tipo dado pertenece al grupo Notoungulata ó á otro suborden.

Una organización homóloga y análoga la he visto hasta ahora solamente en el temporal del hombre y en el suborden Simiae, ambos muy relacionados con este grupo, como lo demuestra también el desarrollo de la dentadura; pero como los Primates se han especializado muy divergentemente de los Notoungulata, estamos menos expuestos á correr el riesgo de confundir los tipos de estos dos grupos.

II

LOS HUESOS TEMPORALES DEL GRUPO NOTOUNGULATA

Si se compara la parte posterior del cráneo de los Notoungulados con la de los otros subórdenes de los Ungulados, se observa, á primera vista ya exteriormente, una gran diferencia. Los Notoungulados tienen en la parte postero-superior del cráneo una gran cámara auditiva, formada por una cápsula ósea que ocupa una parte considerable de la circunferencia occipital y da á ésta una forma muy singular. Esta cápsula corresponde á la porción mastoídea del hombre y la designaré con el nombre de *pars mastoídea* (6).

En ninguno de los otros ungulados, he podido descubrir algo homólogo á la cavidad formada por la porción mastoídea, que corresponde al antrum y á las células mastoideas del hombre, á no ser la bolsa membranosa gutural que se halla en algunos ungulados como, por ejemplo, en los caballos. Pero en este caso, la bolsa gutural tendría que ser un órgano primitivo y es extraño que no se encuentre más frecuentemente en los otros ungulados. En primer lugar, deberíamos encontrar algo análogo en los tipos primitivos de la segunda categoría, cuyas familias se desarrollaron aquí; pero, ni las familias Didolodidae y Astrapotheridae, ni las del suborden Litopterna, que pertenecen á esta categoría, demuestran en la construcción temporal diferencias notables de los otros ungulados.

En todos estos tipos la superficie occipital es angosta y no hay ningún vestigio de una cápsula auditiva que pudiera formar un antrum mastoídeo. (Véase la figura 1 de la lámina I que representa el occipital de Macrauchenia, uno de los más anchos de esta categoría.)

La porción externa del petroso, que en los ungulados se designa erróneamente de *pars mastoídea*, nada tiene que ver ni con el mastoide de los notoungulados ni con el del hombre, y para evitar confusiones lo indicaré en este trabajo con el nombre de *protuberancia petrosa* (8). Esta se introduce en la parte lateral posterior del cráneo de los ungulados, en forma de una cuña, entre los huesos *exoccipitale* (2) y *squamosum* (37). En algunos tipos tiene una dimensión bastante considerable y es á veces pneumatizada, pero las células no están en comunicación con la cavidad timpánica y no tienen nada que ver con las funciones del oído.

El timpánico es, en las familias arriba mencionadas, poco desarrollado; generalmente forma un anillo óseo abierto, colocado muy sueltamente contra el escamoso; por esto se pierde muy fácilmente y falta casi siempre en los cráneos fósiles. En algunos otros ungulados, está mejor desarrollado é inflado en forma de bula ósea que casi, por lo

general, está rellena por células (véase figura 3, lámina IV). Estas células se confunden frecuentemente con las células mastoideas del hombre, con las cuales no tienen homología ninguna.

El escamoso forma una lámina ósea con un proceso cigomático (*zygomaticus*) comparativamente chico que á veces está pneumatizado por grandes células que presentan generalmente las condiciones de díploes.

He visto en un cráneo de *Proterotherium*, en el proceso cigomático, una de estas células de considerable dimensión que presenta el carácter de una cavidad auditiva. Desgraciadamente, esta parte no está del todo perfecta y no he podido constatar si comunica con la cavidad timpánica. Pero aunque ésta correspondiera á la bolsa gutural y resultara que fuese homólogo al antrum mastoideo, es decir, que la bolsa gutural y la pars mastoidea se hubieran desarrollado de un mismo órgano primitivo, sería siempre muy distinta de los notoungulados y del hombre, tanto por la posición que ocupa como por su construcción. En todo caso, tiene más semejanza con algunos desdentados que también presentan en la apófisis cigomática una gran célula que comunica con la cavidad timpánica.

En los Notoungulados, la circunferencia occipital es excesivamente ancha, y la parte temporal hace recordar mucho á los reptiles, principalmente en algunos tipos cretáceos.

Ante todo, encontramos aquí, en cada lado, una gran cavidad que corresponde á la fosa temporal lateral inferior de los reptiles (véase figuras 1, 2 y 3 de la lámina II). En los reptiles, esta fosa está ocupada por órganos auditivos; fuera de la cavidad timpánica, se hallan en esta parte otras cavidades que comunican con el labirinto. Van Beneden distingue en los cocodrilianos, á más del *cavum tympani*, un *recessus cavi* y *cellulas epi-tympanicas*. Estas cavidades son generalmente formadas por bolsas membranosas, pero las hay también que son construídas por paredes óseas.

Condiciones análogas encontramos en los Notoungulados: además de la cavidad timpánica, hay otra cámara auditiva que ocupa casi toda la fosa temporal lateral inferior que está en comunicación con la cavidad timpánica por una pequeña abertura oblonga (*orificium antri mastoidei*) (29).

Esta cámara auditiva (25) forma una sola gran célula mastoidea, reniforme, que representa, como se ha dicho, la homología del antrum y de las células mastoideas del hombre. Se halla directamente sobre el conducto auditivo externo (*meatus acusticus externus*) (21) y tiene la misma dirección, extendiéndose muy hacia adelante y atrás. Las paredes están formadas por láminas óseas delgadas, pero muy duras. En casi todos los géneros está cubierta en la parte superior por el hueso escamoso; en el lado posterior, forma parte del llano occipital, y, en la parte lateral inferior, forma la pared superior del conducto auditivo externo, siendo aquí generalmente abovedado (véase figura 4, lámina III). En la juventud, las paredes deben ser constituídas por una membrana cartilaginosa que se osifica recién en el estado postfetal.

En el Museo de La Plata, hay varios cráneos de individuos jóvenes en los cuales las paredes del mastoideo no están completamente cerradas. El segmento temporal (figura 4 de la lámina IV), que proviene de un *Typotherium* joven, pero adulto, demuestra que la pared del lado petroso no está cerrada del todo, mientras que el de la figura 4, lámina III, de un individuo viejo, está osificado por completo.

En algunos géneros del Cretáceo superior, la pared posterior del lado occipital no se ha osificado nunca durante toda la vida (véase figuras 1 y 3, lámina II). El occipital de *Tehuelia regia* (figura 3) proviene de un individuo muy viejo que tiene los dientes gastados hasta la raíz y, sin embargo, la pared occipital del antro mastoideo no está osificada. Lo mismo se puede observar en el de la figura 1, que pertenece probablemente al mismo género, pero á un individuo mucho más joven. Desgraciadamente, los dos

cráneos no están del todo perfectos, pero conservan partes de la orilla de la pared ósea intactas, por las cuales se puede ver que no se trata de roturas. Los márgenes tienen el mismo aspecto que en los huesos donde pasan en el cartílago; las orillas son redondeadas y ásperas.

En el cráneo de *Thomashuxleya* (figura 2, lámina II), la osificación es más avanzada, pero la pared occipital no está tampoco cerrada del todo aunque provenga de un individuo adulto con suturas anquilosadas. En otro cráneo del mismo género de un individuo muy viejo, que tenemos en el Museo, esta parte está osificada por completo.

En casi todos los géneros, esta parte de la pared es sumamente delgada. (Véase también el *Nesodon* figura 4, lámina II.)

Todo esto indica bien que la porción mastoídea se ha formado de una vesícula membranosa de un órgano auditivo primitivo y que no es una simple inflación del hueso timpánico ó del petroso como en los roedores que, á veces, presentan también una bula ósea algo análoga. No hay duda que se trata aquí de un elemento óseo autógeno que se desarrolla completamente independiente del petroso y del timpánico, lo que está bien demostrado por las suturas que lo separan de los otros huesos temporales.

En primer lugar, tenemos una sutura *mastoídea-petrosa* (27) que se puede observar en las figuras 5 y 7 de la lámina I; figuras 3 y 4 de la lámina III y figuras 4 y 5 de la lámina IV. En la figura 4 de la lámina IV, que representa el segmento temporal de *Typotherium* por el lado interno, se ve el petroso completamente separado de la porción mastoídea, lo mismo que en la figura 1 de la lámina III de *Nesodon*, donde falta el petroso que se ha desprendido del mastoídeo sin dañar su pared.

Una sutura *mastoídea-timpánica* (18), está bien visible en las figuras 3, 4 y 5 de la lámina I, figuras 1 y 4 de la lámina III, y sobre todo en la figura 1 de la lámina IV.

Es más difícil distinguir la separación mastoídea escamosa. Como las paredes de la cápsula mastoídea forman la lámina ósea inferior del escamoso, que está separado de la lámina externa por células, es difícil ver una sutura. La misma cosa sucede donde las paredes mastoideas se juntan con el hueso parietal, como se ve en el *Typotherium*, figura 4 de la lámina III. La sutura *mastoídea-squamosa* (41) se puede observar en el *Toxodon*, figura 1 de la lámina IV, y en el *Pachyrucos*, figura 6 de la lámina I⁽¹⁾.

En este último género, el hueso escamoso no toma ninguna participación en la construcción del oído. La porción mastoídea forma dos cápsulas óseas que están sostenidas juntas por los huesos occipitales, formando la parte posterior del cráneo que se desprende fácilmente de la parte anterior. (Véase las figuras 6, 7 y 8 de la lámina I.)

Primeramente, he creído que el *Pachyrucos* representara en la construcción mastoídea una forma primitiva algo parecida á las vesículas auditivas de ciertos anfibios; pero, después de descubrir los tipos cretáceos, he visto que se trata de una construcción muy especializada. En esta forma la porción mastoídea presenta mucha analogía con las bulas óseas de ciertos roedores; sin embargo, he notado que se trata solamente de un caso de convergencia.

Las grandes cápsulas auditivas que se observan, por ejemplo en el *Ctenomys*, son debidas á una gran inflación del timpánico. La bula ósea se extiende, en la parte lateral posterior, hasta el vértice. En los Chinchillos, encontramos también una inflación del petroso unida con la del timpánico, la que da á la parte posterior del cráneo un aspecto algo parecido al de *Pachyrucos*. Es probable que las cavidades formadas por estas cápsulas desempeñaban las mismas funciones que el antro mastoídeo; pero, comparando detenidamente la parte temporal de los Notoungulados en su conjunto con la

(¹) En un cráneo de *Icochilus* que Ameghino ha dibujado (lámina XV, fig. 4, Contrib. conoc. mamíf. fos. República Argentina 1889), se ve una sutura mastoídea-squamosa y mastoídea-parietalis.

de los Roedores, se notan diferencias fundamentales que demuestran bien claro que la analogía que presenta, por ejemplo, el Chinchillo con el Pachyruco consiste solamente en la convergencia y no en la homología.

No sucede lo mismo si comparamos la parte temporal de los notoungulados con la del hombre y la de los monos. La pars mastoídea, no solamente ocupa la misma posición sino toda su construcción y desarrollo indican que aquí se trata de homología.

Siebenmann dice que un *processus mastoideus* se encuentra solamente en el hombre y en los monos antropóides. Si él quiere indicar con esto solamente la apófisis que forma una prolongación de la *pars mastoídea*, es cierto que en el hombre está muy desarrollada; pero también hay tipos en el grupo de los notoungulados que tienen una apófisis mastoídea más pronunciada que los monos antropóides. (Véase figura 4 (6 a), lámina I; figura 2, lámina III, y figura 6, lámina IV.)

A pesar de toda la modificación que la pars mastoídea ha sufrido en el hombre y en los monos, la homología se muestra bien clara en las relaciones que existen entre el antro mastoídeo y la cavidad timpánica. (Compárese las diversas figuras de la lámina IV.) El primero se halla siempre en el lado postero-superior de la segunda y está separado de ésta y del conducto auditivo externo por paredes. El antro mastoídeo comunica con la cavidad timpánica por medio de una pequeña abertura que se halla directamente al lado del conducto auditivo externo. En esta abertura articula el martillo con el yunque.

En el hombre, una parte del antro mastoídeo está cubierta por el escamoso como en la mayor parte de los tipos de los notoungulados, y en la juventud se distingue una sutura escamoso-mastoídea. La más grande diferencia en el hombre y en los monos consiste en la circunstancia de que la cavidad formada por el mastoídeo está rellena por células óseas (*cellulae mastoideae*); pero éstas siempre son consideradas como pertenecientes al antro mastoídeo. También en algunos tipos de los notoungulados, encontramos el mastoídeo relleno por células, como, por ejemplo, en el *Protypotherium*. (Véase figura 6, lámina IV.)

En el hombre y en los monos, el petroso está también pneumatizado. Las células del petroso se confunden con las células mastoídeas; por esto no se puede comprobar una separación de estas dos partes y se toma la porción mastoídea como perteneciente al petroso. Encontramos también la misma cosa en el timpánico del hombre; la parte que correspondería á la bula ósea está rellena por células óseas que se mezclan con las del petroso y por esta causa se considera esta parte como perteneciente al petroso. Sin embargo, la parte inferior que en el hombre está atravesada por el canal de la carotis y la trompa eustaquiana (*tuba Eustachii*) no corresponde al petroso sino al mismo elemento que constituye en los mamíferos la *bulla ossea*. Esto se ve bien comparando las diversas figuras de la lámina IV.

En algunos notoungulados, principalmente en los tipos cretáceos que no tienen una bula ósea bien desarrollada ó en que ésta está rellena por células, como en el *Typotherium*, tampoco se nota una separación del petroso y del timpánico. Sin embargo, se ve, en la figura 4 de la lámina IV, que la sutura petro-timpánica pasa por el medio del hueso que se toma por el petroso.

El mastoídeo del hombre no parece ya desarrollarse autógenamente sino en el petroso; pero el desarrollo de este último hueso no está todavía bien aclarado. Según Huxley, se desarrolla de tres centros y, según Vrolik, de seis. Además parece resultar que el desarrollo autógeno ó exógeno no es decisivo en todos los casos, del momento que se observa que un mismo elemento óseo se desarrolla en un individuo autógeno y en otro exógeno; así que no es extraño que el mastoídeo, habiendo sufrido tanta modificación, esté unido en el hombre con el petroso ya en los primeros meses fetales.

Toda la construcción del antro y de las células mastoídeas, tanto en el hombre como

en los monos, demuestra que se trata de una organización primitiva y no de una simple excrecencia del petroso que se ha pneumatizado.

En las tortugas hay una cavidad auditiva parecida que Hasse ha homologizado con el *antrum mastoide* del hombre y Siebenrock parece participar de esta opinión. Pero como en el hombre se distingue, además de la cavidad timpánica y del antro mastoideo, otra cavidad que se designa con el nombre de *aditus* ó *recessus epitympanicus*, bien puede corresponder á ésta la cavidad mencionada en la tortuga.

Una cavidad muy parecida al aditus se encuentra en muchos mamíferos. En los Desdentados, por ejemplo, la cavidad timpánica se extiende hasta adentro de la apófisis cigomática, tomando en algunos gravígrados proporciones muy considerables. La parte que se halla adentro de esta apófisis debe corresponder al aditus, y faltaría saber entonces si ésta y el antro mastoideo provienen de una misma cavidad primitiva. Los reptiles presentan generalmente varios vesículos auditivos que comunican con la cavidad timpánica.

Hemos visto que van Beneden y Hasse separan de esta última un *recessus cavi* y *cellulae epitympanicae* y es probable que el primero corresponda al aditus y las últimas al antro mastoideo. Pero aunque los dos derivasen de un mismo vesículo auditivo primitivo, siempre se habrían especializado, en los Desdentados, de otra manera que en los Notoungulados, pues presentan ahora diferencias muy notables.

En un caso parecido nos encontramos con relación á los Marsupiales; parece que en algunos de estos tipos, el aditus se ha transformado en *bulla ossea*. Lo cierto es que ninguno de los géneros conocidos presenta una cavidad parecida al antro mastoideo de los Notoungulados y como éste muestra evidentemente una organización primitiva, no creo que todos los mamíferos desciendan de un mismo tipo de reptiles.

Contra la descendencia monofilética de los mamíferos hablan también otras particularidades que se han conservado en los huesos temporales de los notoungulados y que demuestran su derivación directa de los reptiles.

A todos los autores, que se han ocupado del estudio del cráneo de *Toxodon*, les llamó la atención la construcción del llano occipital. Burmeister llegó hasta decir ⁽¹⁾: «No conozco ningún animal que pueda compararse con la organización descriptiva del llano occipital del *Toxodon*.» Comparando esta parte del cráneo de los notoungulados con la de los reptiles, encontramos que se parece mucho á los tipos del grupo Anomodontia. La parte lateral del llano occipital en el *Ptychognathus*, por ejemplo, está formada por el escamoso ó mejor dicho por la parte *prosquamosal*. Esta se extiende en forma de un gran arco de cada lado muy hacia abajo, uniéndose al cuadrado por medio de una sutura. Una construcción semejante presentan también los Notoungulados; la analogía es realmente sorprendente si se comparan las figuras del llano occipital, que acompañan este trabajo, con el de los diversos tipos de los Anomodontia. En la figura 3 de la lámina I, se vé bien que el *processus posttympanicus* (5), que está separado por la sutura (8) del mastoideo, corresponde al cuadrado de los Anomodontia.

Mucho se ha escrito sobre la homología del cuadrado (*quadratum*) en los mamíferos. Owen lo identifica con el timpánico, y con mucha razón; sin embargo, todavía hoy predomina la opinión de que el cuadrado de los reptiles se haya transformado en los mamíferos en uno de los huesecillos auditivos, y existen respecto á éste dos hipótesis: unos toman el yunque por el cuadrado, mientras que otros creen que el martillo le corresponde. Es sabido que esta homologización se basa solamente en la circunstancia de que los huesecillos auditivos de los mamíferos se desarrollan en el cartílago Meckel.

(1) Anales del Museo Público de Buenos Aires, t. I, pág. 260.

Según Gegenbaur, el martillo de los mamíferos corresponde á la porción articular de la mandíbula de los vertebrados no mamíferos y el yunque al cuadrado, de manera que la articulación martillo-yunque sería homólogo con la articulación cuadrado-mandibular; en tal caso, una parte de la mandíbula se habría transformado también en huesecillo auditivo.

Huxley toma en cambio el martillo por el cuadrado y el yunque por la hiomandíbula y obtiene de esta manera en el oído de los mamíferos una articulación cuadrado-hiomandibular.

Estas hipótesis han sido refutadas por P. Albrecht, que trata de probar que la articulación martillo-yunque no puede corresponder de ninguna manera á la del cuadrado-mandibular y que no solamente el estribo sino todos los huesecillos auditivos juntos de los mamíferos representan el *stapes* ó columela de los reptiles.

En el cráneo de una criatura ⁽¹⁾, Albrecht demuestra que el hueso escamoso se compone de dos elementos óseos: uno superior que forma la verdadera escama y uno inferior que corresponde al cuadrado. La división de estos dos huesos quedaría, según él, en la altura de la *crista infratemporal*, de manera que el hueso escamoso formaría solamente una escama plana, mientras que la parte correspondiente al cuadrado estaría representada por el *processus zygomaticus* con el *tuberculum articulare*, las *superficies glenoidales*, el *processus retroglenoidalis*, la *incisura tympanica* y el *processus retrotympanicus*.

Seguramente el profesor Albrecht está en un error cuando cree que todas estas partes corresponden al cuadrado. En primer lugar, la parte que él toma por hueso escamoso no se compone de dos elementos óseos sino de tres; y se verá más adelante que ninguno de ellos forma la homología del cuadrado de los reptiles en el cual articula la mandíbula.

Según Rambaud y Renault, el escamoso del hombre tiene tres centros de osificación: el primero, por la escama; el segundo, por el proceso yugal (*zygoma*); y el tercero, por la parte auditiva (*Serrial*) descubierta por Serres.

En el tercer mes fetal, estos tres elementos se unen en el hombre en un solo hueso que en el nacimiento del individuo no presenta ninguna sutura. En algunos tipos del grupo Notoungulata encontramos, empero, estos tres elementos todavía en el estado postembrional, separados por suturas. En el Museo, tenemos dos cráneos de *Toxodon* en los cuales aún se pueden distinguir estas suturas. Uno, representado en la figura 4 de la lámina I, ha cambiado ya los tres primeros molares de leche y tiene la sutura *zygoma-Serrialis* bien conocible; la sutura *squamoso-Serrialis* es más anquilosada, pero, sin embargo, todavía se puede distinguir. En la otra pieza, representada en el texto (figura A), se puede reconocer bien la sutura *squamoso-Serrialis*, pero no la

Fig. A

TOXODON: — *so* supraoccipitale; *pa* parietale; *sq* squamosum; *qui* elementum zygoma = quadratojugale; *a b* elementum Serriale = prosquamosum; *ty* tympanicum; *c* posttympanicum = quadratum; *mae* meatus acusticus externus; 1 sutura squamoso-parietalis; 2 sutura squamoso-Serrialis; 3 sutura zygoma-Serrialis; 5 sutura mastoideo-posttympanica; 6 incisura mastoidea; 7 fissura Glaseri.

(1) P. ALBRECHT: Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, etc. Bruxelles, Mayoles, 1883, figura 1.

zygoma-Serrialis que está borrada del todo. (En la figura *B* la he marcado, basándome en el otro cráneo.) En cambio la sutura está visible en algunos cráneos de tipos cretáceos, de individuos completamente adultos.

Ahora bien, en la adjunta figura *C*, tenemos los tres elementos: la *escama* (*sq*), el *zygoma* (*qui*) y el *Serrial* (*qu*); aquí se vé que el tubérculo articular y la superficie

Fig. B

IGUANA: — *so* supraoccipitale; *bo* basioccipitale; *fs* fossa temporalis superior; *fi* fossa temporalis inferior; *qu* quadratum.

glenoidal corresponden al elemento *zygoma*, mientras que el proceso retroglenoidal con toda la parte posterior pertenece al *Serrial*. Por consiguiente, el cuadrado se compondría, según la interpretación de Albrecht, de dos elementos: del *zygoma* y del *Serrial*.

Comparando el segmento temporal del *Toxodon* con el de la *Iguana*, se ve (figura *C*), sin embargo, que la porción *zygoma* forma la homología del hueso *quadratojugale* de los reptiles; así que, en todo caso, solamente la parte *Serrial*

podría corresponder al cuadrado. Pero si examinamos los diversos tipos de los reptiles, vemos que esta parte del cráneo se compone fuera del cuadrado también de tres huesos: el *squamosum* (*sq*) que correspondería al elemento *escama*; otro *quadratojugale* (*qui*), correspondiente al *zygoma*; y tercero el *prosquamosum* ó *supratemporale*, correspondiente al *Serriale*. En algunos reptiles, este último hueso está atrofiado como, por ejemplo, en la *iguana*; y, en otros tipos, los tres huesos están anquilosados, formando uno solo como en los mamíferos.

En los anfibios y en todos los reptiles donde el hueso proescamosal está bien desarrollado, éste constituye la parte superior del oído medio. Lo mismo sucede con relación al elemento *Serrial* en los mamíferos: lo que indica bien claro que esta forma es la homología del hueso proescamosal y no del cuadrado. Si es cierto que ninguno de los huesecillos auditivos representa el cuadrado, entonces solamente el timpánico podrá corresponderle, y Owen tendría mucha razón de identificar el cuadrado con el timpánico.

No dudo que el desarrollo de los huesecillos auditivos del cartílago Meckel indica un estadio primitivo por el cual han pasado los mamíferos en su desarrollo histórico; sin embargo, creo como Albrecht, que la homologización de uno de estos huesecillos con el cuadrado de los reptiles es una interpretación errónea de un fenómeno embrional.

En el desarrollo ontógeno se observan con frecuencia estadios muy primitivos, mientras que muchos cambios posteriores no se manifiestan más durante todo el desarrollo del individuo.

Entre el cráneo de los mamíferos y el de los reptiles, no hay una diferencia tan grande que haga admisible la transformación de una parte de la mandíbula en un huesecillo como el martillo. Ni en los anfibios, ni en los reptiles, se puede notar la más mínima tendencia de un cambio semejante; y, en el desarrollo filogenético de los vertebrados, no se observa ningún salto de esta naturaleza. El mismo hueso articular de la mandíbula de los peces lo encontramos también en la mandíbula de los reptiles separado de los otros huesos mandibulares por una sutura; pero, en vez de mostrar una tendencia en aislarse del resto de la mandíbula para que la membrana timpánica pueda colocarse entre la parte articular y la parte dental, estos huesos se anquilosan siempre más con la edad del individuo. Un cambio de esta clase, se tendría que notar primeramente en los individuos adultos, porque toda alteración en el organismo, para adaptarse á un nuevo régimen de vida, se verifica en el estadio postembrional, y recién cuando se ha

Fig. C

IGUANA: — *pa* parietale; *sq* squamosum; *qui* quadratojugale; *qu* quadratum; 1 sutura squamoso-parietalis; 2 sutura squamoso-quadratojugalis; 3 sutura quadrato-quadratojugalis.

desarrollado en un carácter persistente se transmite á los descendientes y se manifiesta en los fetos.

Prescindiendo de todos los fenómenos embrionales, vemos que Dollo ha encontrado en algunos Lacertianos un huesecillo parecido al martillo, separado de la columela, y, si realmente el yunque fuese homólogo al cuadrado, ¿cuál sería entonces el hueso del cráneo de los reptiles que pudiera corresponder al timpánico?

No es de admitir que un hueso como el timpánico se haya desarrollado solamente en los mamíferos. Es cierto que en muchos de éstos, el timpánico es muy atrofiado, formando un anillo suelto (*annulus tympanicus*), pero en otros, principalmente en los tipos primitivos de los Notoungulados, este hueso es tan complicado como el cuadrado de los reptiles.

Si examinamos el cuadrado de los reptiles, encontramos que presenta, según la familia, construcciones muy distintas. En la tortuga, por ejemplo, forma un anillo ó tubo muy parecido al timpánico de algunos mamíferos. La semejanza entre el cuadrado y el timpánico de *Peltephilus* es sorprendente. En la parte superior del cuadrado de los *Pythonomorphos*, encontramos un meatus auditivo externo, parecido al de los mamíferos. Los *Amonodontes* y *Cocodrilidos* no tienen un cuadrado movable; éste está unido por medio de suturas con el exoccipital y el *prosquamosum* y forma el conducto auditivo externo en el cual está fijada la membrana timpánica.

Tanto en los anfibios como en los reptiles, el *prosquamosal* constituye la parte superior y el cuadrado la parte inferior del oído medio.

En los mamíferos, el oído medio está formado por el elemento Serrial y el timpánico, y, por consiguiente, el primero representa el *prosquamosum* y el segundo el cuadrado, lo que no puede ser solamente un caso de convergencia.

En el *Toxodon* y en muchos otros tipos de Notoungulados, que tienen un timpánico casi tan complicado como el cuadrado de los cocodrilos, encontramos las mismas suturas que lo unen con el exoccipital y con el elemento Serrial.

El timpánico de algunos géneros de este grupo es algo atrofiado y forma solamente un tubo del conducto auditivo externo y de la bula ósea, pero en la mayor parte de las familias se compone de una ancha lámina ósea que está dividida, en la parte lateral externa, por un profundo surco formando dos altas crestas ó mejor dicho dos procesos. (Véase *Toxodon*, figura 4, lámina I, y *Nesodon*, figura 2, lámina III.)

A causa de esta división, se podría creer que se tratara de dos huesos, sin embargo no es así: los dos procesos pertenecen al hueso timpánico; el anterior lo designaré con el nombre de *processus tympanicus* (7) y el posterior con el de *processus protympanicus* (5). El primero está separado del *processus postglenoidalis* (11) por la *sutura tympano-Serrialis* (9) que corresponde á la *fissura Glaseri*. En esta parte se halla el *foramen postglenoidale* (10). El proceso posttimpánico está unido en el lado superior con la *apofisis mastoidea* (6a) y en la parte inferior con el *processus paroccipitalis* (4) por medio de suturas.

El surco que divide el timpánico en dos partes corresponde á la incisura mastoídea que se extiende en el *Toxodon* y en el *Typotherium* sobre la porción mastoídea como en el hombre. (Véase figura 4, lámina I.) He creído antes que el proceso posttimpánico pertenecía al hueso petroso y que correspondía á la parte que, en los otros ungulados, se designa erróneamente por *pars mastoidea*, pero hoy no tengo la menor duda que pertenece al timpánico.

En la figura 1 de la lámina IV, que muestra el segmento temporal del *Toxodon*, por el lado interno, se vé bien que el posttimpánico forma junto con el timpánico el *meatus acusticus externus* (21), el *sulcus tympanicus* (24), las *tubae Eustachii* (32) y la *bulla ossea* (16).

En el *Typotherium* (figura 5, lámina I, y figura 4, lámina IV), se puede ver además que el posttimpánico está separado del petroso por una sutura. La protuberancia del petroso que corresponde á la porción mastoídea de los otros ungulados, que he designado con el nombre de *protuberancia petrosa* (8) para evitar confusiones, es generalmente, en los notoungulados, poco desarrollada. (Véase figuras 2 y 5, lámina I, y figura 4, lámina IV.) En el Museo, tenemos sólo un género del Cretáceo superior donde esta protuberancia muestra un desarrollo considerable.

En esta forma, el timpánico se parece mucho al cuadrado de ciertos reptiles y sería contrario á todo lo que se observa en el desarrollo gradual si un hueso como el cuadrado, que constituye en los reptiles el conducto auditivo externo en el cual está fijada la membrana timpánica, se hubiese transformado en un huesecillo que desempeña las funciones de la columela, y, si en los mamíferos hubiera aparecido un nuevo hueso análogo que también forma el conducto auditivo externo, en el cual está fijada la membrana timpánica.

La diferencia más grande que existe entre el cuadrado y el timpánico consiste en la circunstancia de que, en los mamíferos generalmente, la mandíbula no articula más en este hueso. Pero esta diferencia pierde su importancia tomando en cuenta el género *Peltephilus* en el cual la mandíbula articula todavía en el timpánico. Toda la parte temporal de este género hace recordar mucho á los reptiles. El timpánico forma un tubo algo semejante al cuadrado del *Hydraspis*; en la parte inferior, tiene una faceta articular para la mandíbula ⁽¹⁾.

No voy á entrar aquí en un estudio comparativo de la parte temporal de los Desdentados, ni discutir más detenidamente las relaciones que existen entre los mamíferos y los reptiles; he tratado este tema solamente para llamar la atención sobre las particularidades mencionadas.

En la mayor parte de los mamíferos, el timpánico se ha atrofiado por no articular más la mandíbula en él, sino en el elemento zygoma que representa el cuadrado yugal.

En algunos géneros de los Notoungulados, el proceso posttimpánico es muy rudimentario ó suprimido del todo, como sucede en los monos y en el hombre. En cambio, encontramos vestigios de éste en algunas familias de los Ungulados, en las cuales la pars mastoídea no se ha desarrollado; en el género *Hippopotamus*, el proceso posttimpánico se parece mucho al del *Toxodon*.

Estas observaciones conducen á la conclusión de que todos los Ungulados tenían primitivamente un timpánico de construcción algo parecida á la del *Toxodon* y que descienden de un grupo común de reptiles. La diferencia fundamental en la construcción de la parte temporal, en los diversos tipos de los ungulados, se manifiesta con la presencia de la pars mastoídea en el grupo Notoungulata, lo que podría explicarse de la manera siguiente: mientras que en los Notoungulados, la primitiva vesícula auditiva membranosa se ha transformado en una cápsula ósea, ésta se ha conservado en algunas familias de los otros ungulados en forma de una bolsa membranosa gutural; pero, en la mayor parte de ellos, ha quedado suprimida del todo.

Más adelante veremos que estas conjeturas concuerdan también con el desarrollo del sistema dentario.

El hecho de que la pars mastoídea se ha desarrollado en los ungulados solamente en los tipos del grupo Notoungulata, nos suministra un punto de apoyo seguro para la sistemática de este orden y nos puede prestar grandes servicios en los casos de convergencia.

Ameghino considera, por ejemplo, la familia *Notohippidae* como perteneciente á la

⁽¹⁾ Ameghino ha identificado también el timpánico de *Peltephilus* con el cuadrado de los reptiles.

misma línea filogenética que la familia Equidae, por presentar, según él, alguna analogía en la construcción del pié y de la dentadura. Pero, examinando la parte temporal, se vé que las Equidae no pueden pertenecer á los Notoungulados, mientras no hay duda que las Notohippidae pertenecen á este grupo, porque tienen la pars mastoídea con su antro tan bien desarrollado como las Nesodontidae.

Otro tanto sucede respecto á la familia Notostylopidae que Ameghino coloca en el orden Tillodonta. En esta familia se puede ver, por la construcción dentaria, que no puede pertenecer á este orden. Pero hay casos de convergencia, en la construcción del sistema dentario, que son muy difíciles de resolver. Los molares, tanto los superiores como los inferiores de la familia Astrapotheridae, muestran tanta analogía en la forma con los de la familia Homalodontotheridae que Lydekker ha establecido para estas dos familias un suborden especial.

La presencia de la pars mastoídea en los representantes de la familia Homalodontotheridae, enseña, empero, que éstos pertenecen al grupo Notoungulata, mientras la familia Astrapotheridae no presenta ningún vestigio de pars mastoídea, y no puede, por consiguiente, pertenecer á este grupo.

En efecto, se ve, si se examina detenidamente el desarrollo dentario de estas dos familias, que la dentadura de la primera está construida sobre el plan fundamental de los Toxodontes, mientras que la de la segunda se basa en el sistema dentario de los Rhinoceroideos.

No entro en este lugar en una descripción detallada de la pars mastoídea de las diversas familias del grupo Notoungulata, reservando esta descripción para más tarde, cuando se trate de las respectivas familias. Ante todo, voy á dedicarme ahora á un examen comparativo del desarrollo del sistema dentario, dejando también de lado otras particularidades osteológicas de este grupo.

Resumen

Seit Jahrzehnten ist man eifrig bestrebt, die Systematik der Säugetiere auf philogenetischer Grundlage aufzubauen; trotz allen Bemühungen ist man aber noch nicht einmal so weit gelangt, die Philogenie einer einzigen Ordnung unanfechtbar festzustellen. Die wenig befriedigenden Resultate, die bis jetzt in dieser Richtung erzielt worden sind, haben die Anti-Darwinisten kühner gemacht; werden doch neuerdings von verschiedenen Seiten Stimmen laut, die die ganze Descendenztheorie als einen grossen Irrtum hinstellen. Nach meiner Ansicht bilden aber diese negativen Resultate durchaus keinen Beweis gegen die graduelle Entwicklung, sondern sie zeigen nur, dass die Schwierigkeiten, mit denen man zu kämpfen hat, viel grösser sind, als man anfänglich glaubte, und dass die in der stammesgeschichtlichen Forschung angewandten Methoden unzulänglich waren. Es war jedenfalls ein grosser Fehler, dass man den Gang der tierischen Entwicklung durch ontogenische Untersuchungen nachweisen zu können glaubte und der Paläontologie gleichsam vorschreiben wollte, was für Tiertypen sie zu entdecken habe. In neuester Zeit wird sogar behauptet, dass nur die experimentelle Methode hierin etwas Erfolgreiches leisten könne. Diese Auffassung ist gerade so kühn, wie wenn ein Physiker behaupten wollte, nur er könne durch Experimente den Bau der Gebirge erklären; kommen doch in beiden Fällen Umstände und Zeiträume in Betracht, die beim Experiment nicht zu Gebote stehen. Ich gehe hier nicht näher auf die Sache ein, sondern verweise auf den spanischen Text.

In Betreff der südamerikanischen Fauna herrschte früher fast allgemein die Ansicht, dass dieselbe von Norden herstamme und noch heute halten einige Paläontologen an diesem Glauben fest. Ameghino sucht dagegen den Beweis zu liefern, dass die Säugetiere der nördlichen Hemisphäre von patagonischen Typen abstammen, während Professor Scott, nachdem er die Sammlungen des La Plata-Museums und die Privat-Sammlungen von Ameghino studiert hatte, zu der Ansicht gelangte, dass die ältere Fauna von hier aus einem eigenen Entwicklungscentrum hervorgegangen sei und dass nur einige der in den oberen Schichten vorkommenden Typen hier eingewandert seien. Ich kann weder der einen noch der andern Ansicht beipflichten. Dass sich die Marsupialien und eine Anzahl Familien der Ungulaten, die eine grosse Aehnlichkeit mit denen des Nordens zeigen, in beiden Hemisphären von einander unabhängig entwickelt haben, halte ich nicht für wahrscheinlich; vielmehr glaube ich, dass schon in der Kreidezeit ein Austausch von Säugetieren zwischen Norden und Süden stattgefunden hat. Dies wird noch durch den Umstand bestätigt, dass Schlosser verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Nagern aus den Santa Cruz-Schichten und denjenigen Europas nachweist. Ganz ausgeschlossen ist jedoch die Möglichkeit, dass Südamerika seine Bewohner der oberen Kreidezeit und des unteren Tertiär von Nordamerika erhalten hat,

da hier zu dieser Zeit sehr charakteristische Tiertypen gelebt haben, von denen in den älteren Ablagerungen Nordamerikas noch keine Spuren gefunden worden sind. Dagegen glaube ich, dass die Marsupialien, die Nager, die Litopternen und Astrapotheriden, welche beiden letzteren die Perissodactylen ersetzen, sowie die Didolodiden, welche die Suiden vertreten, von den gleichen Vorfahren herkommen, wie die europäischen und sich hier nur in etwas anderer Weise entwickelt haben, und zwar scheint sich die Spezialisierung hier viel früher vollzogen zu haben, als in Europa und Nordamerika. Treffen wir doch schon in Santa Cruz (wahrscheinlich Oligocen) vollkommen ausgebildete Einhufer.

Vergleicht man die hier vorkommenden Huftiere mit denen anderer Gegenden der Erde, so kann man drei Kategorien unterscheiden. Die erste besteht aus Ungulaten, die eingewandert sind und noch heute hier leben oder in den oberen Schichten gefunden werden. Die zweite Kategorie umfasst solche, die sowohl in den unteren wie in den oberen Schichten getroffen werden und deren Familien sich hier entwickelt haben aber noch Verwandtschaftsmerkmale mit Huftieren anderer Länder aufweisen. Die dritte Kategorie ist durch eine grosse Tiergruppe vertreten, die nur hier zur Entwicklung gelangte und deren Familien gar keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zu Familien der Huftiere anderer Länder zeigen, auch wie es scheint nicht ausgewandert sind.

Ich habe die Familien der dritten Kategorie unter dem Namen Notoungulaten zu einer Gruppe vereint, von der wir heute ein sehr reichhaltiges Material besitzen, an welchem man die Entwicklung von der oberen Kreide bis ins Quaternär verfolgen kann.

Kaum eine andere Tiergruppe hat so grosse Schwierigkeiten geboten in Betreff ihrer Einreihung in die bestehende Systematik, wie diese. Als man die ersten Representanten derselben, die Gattungen *Toxodon*, *Nesodon* und *Typotherium* fand, hielt man sie für Nager; einige Autoren glaubten sogar, dass sie zu den Edentaten gehören könnten; schliesslich stellte man sie zu den Ungulaten, indem man eine eigene Unterordnung *Toxodontia* für sie gründete. Trotzdem die Typen dieser Gruppe ein ganz eigenes Gepräge aufweisen, ist bei Entdeckungen von neuen Formen doch stets wieder der Versuch gemacht worden, dieselben in Familien oder Unterordnungen unterzubringen, die der nördlichen Hemisphäre eigen sind. So finden wir heute Representanten derselben nicht bloss in verschiedenen Unterordnungen der Huftiere, sondern sogar in den Ordnungen *Tillodontia* und *Primates*. Der Grund, dass solche Verwechslungen immer wieder vorkommen, liegt wohl darin, dass diese Typen in irgend einem Organ scheinbar grosse Aehnlichkeit mit Familien anderer Ordnungen aufweisen, was zu Verwechslung von Convergenz mit Homologie Veranlassung gibt. Die Notoungulaten zeigen jedoch eine ganz eigentümliche Beschaffenheit der Temporalregion, wie sie bei keinem andern Huftier vorkommt. Wenn diese Eigentümlichkeit berücksichtigt wird, so ist eine Verwechslung geradezu ausgeschlossen. Die nämliche Konstruktion der Temporalknochen finden wir sowohl bei den Gattungen aus der oberen Kreide, wie beim letzten Representanten aus dem Quaternär; diese bildet mithin einen konstanten Charakter für die ganze Gruppe, ähnlich wie der nach innen gekrümmte Winkel des Unterkiefers für die Marsupialien, so dass bei Convergenzerscheinungen leicht festgestellt werden kann, ob die betreffende Gattung zu den Notoungulaten oder zu einer andern Unterordnung der Huftiere gehört.

Eine ähnliche Organisation des Schläfenbeines habe ich bis jetzt nur beim Menschen und der Unterordnung *Simiae* getroffen, die, wie aus der Entwicklung des Zahnsystems hervorgeht, in ziemlich nahen Beziehungen zu den Notoungulaten stehen. Da sich aber die *Primates* andererseits sehr divergent von diesen spezialisiert haben, ist eine Verwechslung der Typen dieser beiden Tiergruppen weniger zu befürchten.

Wenn man den hinteren Teil des Schädels der Notoungulaten mit dem anderer Unterordnungen der Huftiere vergleicht, so zeigt sich auf den ersten Blick eine grosse Verschiedenheit. Bei den ersteren befindet sich nämlich zu beiden Seiten der Occipitalknochen eine sehr grosse Höhle, die von einer Knochenkapsel gebildet wird, welche einen beträchtlichen Teil des Hinterhauptes einnimmt und diesem eine sehr singuläre Form verleiht. Diese Knochenkapsel entspricht dem Pars mastoidea (6) und der von ihr gebildete Hohlraum dem Antrum (25) und den Cellulae mastoideae in der Anatomie des Menschen. Bei keinem anderen Huftier habe ich etwas entdecken können, das diesem Gehörorgan homolog sein könnte, wenn nicht die Guturaltaschen, die bei einigen Familien wie zum Beispiel bei den Pferden vorkommen, demselben entsprechen. In diesem Falle würden aber die Guturaltaschen ein primitives Organ darstellen und wäre es befremdend, dass dieselben nicht häufiger bei den Ungulaten getroffen werden. In erster Linie wäre zu erwarten, dass man bei den Typen der zweiten Kategorie, deren Familien sich hier entwickelt haben, etwas dem Pars mastoidea ähnliches finden würde. Aber weder die Familien Astrapotheridae und Didolodidae noch diejenigen der Unterordnung Litopternen weichen in der Temporalkonstruktion wesentlich von den übrigen Ungulaten ab.

Die Occipitalfläche ist bei allen diesen Typen sehr schmal und zeigt keine Spur eines Antrum mastoidea. (Figur 1, Tafel I, zeigt den Occiput von *Macrauchenia*, einer der breitesten dieser Kategorie.) Der äussere Teil des Petrosus, welcher bei den Huftieren irrtümlicherweise oft als Pars mastoidea bezeichnet wird, hat mit dem eigentlichen Pars mastoidea der Notoungulaten oder Menschen nichts gemein. Dieser Teil scheint nur ein Auswuchs des Petrosus zu sein und kommt auch bei den Notoungulaten mit stark entwickeltem Pars mastoidea vor. Um eine Verwechslung zu vermeiden werde ich denselben als *Protuberancia petrosa* (8) bezeichnen. Bei den Notoungulaten ist diese durch eine Naht vom Pars mastoidea getrennt. (Siehe Tafel I, Figur 2 und 5.)

Diese *Protuberancia* hat gewöhnlich die Form eines Keils, der zwischen dem Exoccipital und dem Squamosum eingeschaltet ist und hat bei manchen Typen einen beträchtlichen Umfang; ist auch oft pneumatisiert, doch haben die Knochenzellen weder Aehnlichkeit mit dem Antrum mastoideum noch stehen sie mit der Paukenhöhle in Verbindung.

Das Tympanicum besteht bei den erwähnten Familien der zweiten Kategorie aus einem offenen Knochenring, der nur leicht an das Squamosum angelehnt ist und deshalb bei den fossilen Schädeln gewöhnlich fehlt. Bei anderen Unterordnungen der Huftiere ist dieser Knochen bekanntlich öfters ziemlich kompliziert und bildet eine *Bulla ossea*, die gewöhnlich mit Knochenzellen ausgefüllt ist, die von manchen Autoren auch als *Cellulae mastoidea* bezeichnet werden, mit denen sie aber selbstverständlich nicht homolog sind.

Das Squamosum stellt eine flache Knochenplatte dar mit einem verhältnissmässig kleinen *Processus zygomaticus*. Auch dieser Knochen ist meist pneumatisiert; die Zellen haben aber gewöhnlich die Beschaffenheit von einfachen *Diploë*.

Bei den Notoungulaten ist dagegen das Hinterhaupt ungemein breit und erinnert in mehr als einer Beziehung an die Reptilien. Dies ist besonders bei einigen Typen aus der oberen Kreide der Fall. In erster Linie treffen wir hier seitlich von den Occipitalknochen eine untere Schläfenhöhle an, ähnlich wie bei den Reptilien (vergl. Fig. 1 und 2, Tafel II), bei denen sich bekanntlich in dieser Höhle die Organe des Mittelohrs befinden und ausser der Paukenhöhle gewöhnlich noch andere blasenartige Hohlräume vorkommen, die mit derselben kommunizieren. Bei den Notoungulaten ist dieselbe von der oben erwähnten Gehörkapsel ausgefüllt, deren Hohlraum durch eine kleine Oeffnung mit der Paukenhöhle in Verbindung steht.

Diese Gehörkammer, welche wie bereits erwähnt mit dem Antrum und den Cellulae mastoideae des Menschen homolog ist, stellt eine sehr grosse nierenförmige Zelle dar, die direkt über dem äusseren Gehörgang liegt und sich nach vornen und hinten stark ausdehnt. Die Wände werden von einem sehr dünnen und harten Hautknochen gebildet. Bei den meisten Gattungen ist diese Knochenkapsel oben vom Squamosum überdeckt; hinten bildet sie einen Teil der Hinterhauptfläche und lateral die obere Wand des Meatus acusticus externus. Es scheint dass die Wände erst nach der Geburt ganz verknöchern, und dass bei einigen Gattungen aus der oberen Kreide die hintere Wand überhaupt nicht zur Verknöcherung gelangte. Beim Temporalkomplex, Fig. 4, Tfl. IV, welcher von einem noch ziemlich jungen Typotherium herstammt, ist die Wand, welche mit dem Petrosom zusammenstösst, noch nicht ganz geschlossen, während sie bei dem älteren Individuum, Fig. 4, Tfl. III, ganz verknöchert ist. Das Hinterhauptstück von *Tehuelia regia*, Fig. 3, Tfl. II, stammt von einem sehr alten Tier her, dessen Zähne bis auf die Wurzel abgeschliffen sind, dennoch ist die hintere Wand nicht verknöchert. Dasselbe ist beim Schädelstück, Fig. 1, Tfl. II, der Fall, welches wahrscheinlich zur nämlichen Gattung gehört. Leider sind beide Schädel beschädigt; doch sind bei beiden, Ränder (26) dieser Knochenwand erhalten, so dass man sehen kann, dass es sich nicht um blosse Brüche handelt. Die erhaltenen Ränder sind nicht scharfkantig wie die zerbrochenen Knochen, sondern etwas abgerundet und rauh, wie dies da der Fall ist, wo die Knochen in Knorpel übergehen. Beim Schädel von *Thomashuxleya*, Fig. 2, Tfl. II, ist die Verknöcherung weiter vorgeschritten; immerhin ist diese Wand auch noch nicht ganz geschlossen, obschon derselbe von einem ausgewachsenen Individuum mit ganz verwachsenen Nähten herrührt. Im Museum besitzen wir jedoch noch einen Schädel der nämlichen Gattung von einem sehr alten Individuum, an welchem diese Wände ganz verknöchert sind. Bei fast allen Gattungen der Notoungulaten sind die Wände des Pars mastoidea an dieser Stelle sehr dünn. (Vergl. auch *Nesodon* Fig. 4, Tafel II.)

All dies weist darauf hin, dass sich das Pars mastoidea aus einer primitiven membranösen Gehörblase entwickelt hat und nicht einen bloss sekundären Auswuchs darstellt, an dessen Bildung die benachbarten Teile des Petrosom und Squamosum beteiligt sind, wie manche Autoren vom Pars mastoidea des Menschen behaupten. Dies zeigt sich auch an den Suturen, welche diese Kapsel von den übrigen Temporalknochen trennen. So haben wir eine Sutura mastoidea-petrosa (27), die sichtbar ist an den Abbildungen Tfl. I, Fig. 5 und 7; Tfl. III, Fig. 3 und 4 und Tfl. IV, Fig. 4 und 5; bei letzterer Figur ist dies besonders gut zu sehen, da das Petrosom gänzlich vom Pars mastoidea abgetrennt ist. Auch beim *Nesodon*, Fig. 1, Tfl. III, hat sich das Petrosom vom Pars mastoidea abgetrennt. Eine Sutura mastoideae-tympanica (18) kann an den Abbildungen Tfl. I, Fig. 3, 4 und 5, beobachtet werden und ist namentlich gut sichtbar bei Figur 1, Tafel IV.

Schwieriger ist eine Sutura mastoideae-squamosa zu unterscheiden. Da die Kapsel gewöhnlich vom Squamosum überlagert und von der äusseren Wand durch Knochenzellen getrennt wird, so kann man in der Regel keine Sutura wahrnehmen. Eine solche ist aber auch da nicht zu erkennen, wo die Kapsel mit dem Parietalknochen zusammenstösst. (Vergl. Fig. 4, Tfl. III.) Eine Trennung derselben vom Squamosum kann beim *Toxodon*, Fig. 1, Tfl. IV, und bei *Pachyrucos*, Fig. 6, Tfl. I, sowie bei jungen Tieren der Familie *Protypotheridae* wahrgenommen werden. Am Schädel von *Icochilus extensus*, welchen Ameghino in «Mam. Fos. de la Republ. Argent.», 1889, Pl. XV, Fig. 4, abbildet, ist sowohl eine Sutura mastoideae-parietal wie mastoidea-squamosa sehr deutlich sichtbar.

Bei der Gattung *Pachyrucos* nimmt das Squamosum überhaupt keinen Anteil an

der Konstruktion des Gehörs; das Pars mastoidea hat die Form von sehr grossen, beinahe runden knöchernen Gehörblasen, die hinten und oben über den Schädel herausragen, nur von den Occipitalknochen zusammen gehalten werden und sich oben leicht an die Parietalknochen anlegen. Mit dem Squamosum kommen sie kaum in Berührung. An der Stelle, wo die Kapsel mit diesem Knochen zusammentreffen sollte, befindet sich eine beträchtliche Oeffnung, die in die Schädelhöhle führt. (Vergl. Tfl. I, Fig. 6.) Dies ist nicht etwa nur bei jungen Tieren der Fall; wir besitzen eine grosse Anzahl Schädel von alten Individuen, die alle die nämliche Beschaffenheit zeigen. Der hintere Teil des Schädels, welcher vom Occipital- und Temporalknochen gebildet wird, die mit einander zu einem Stück verwachsen sind, trennt sich sehr leicht vom Vorderschädel ab, während das Squamosum mit demselben verbunden bleibt. (Siehe Fig. 7 und 8, Tfl. I.) Anfänglich glaubte ich, dass wir es bei Pachyrucos mit einer primitiven Konstruktion der Temporalknochen zu thun hätten. Als ich aber die Kreidetypen kennen lernte, konnte ich mich überzeugen, dass es sich hier im Gegenteil um eine sehr spezialisierte Form handelt.

Der Schädel von Pachyrucos zeigt in Bezug auf die Gehörkapsel grosse Aehnlichkeit mit gewissen Gattungen der Nager; diese beruht aber nur auf einer Convergenzerscheinung. Die grossen Gehörkapseln, welche man z. B. bei *Ctenomys* beobachtet, sind nur eine starke Aufblähung des Tympanicum, so dass sich die Bulla ossea hinten bis beinahe zum Scheitel ausdehnt. Bei Chinchillo ist auch das Petrosum aufgebläht und mit der Aufblähung des Tympanicum verschmolzen, was dem Hinterhaupt einige Aehnlichkeit mit Pachyrucos verleiht. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Hohlraum, welchen diese Kapsel bei den Nagern bildet, die gleiche physiologische Bedeutung hat, wie das Antrum mastoideum. Wenn man aber die ganze Beschaffenheit des Temporalcomplexes der Notoungulaten mit derjenigen dieses Teiles bei den Nagern vergleicht, so sieht man, dass die Aehnlichkeit zwischen Chinchillo und Pachyrucos nur auf Convergenz und nicht auf Homologie beruhen kann. Ganz andere Verhältnisse finden wir, wenn wir das Pars mastoidea der Notoungulaten mit dem des Menschen und Affen vergleichen. Die Organisation des ganzen Temporalcomplexes zeigt, dass wir es hier sowohl mit Homologie als mit Analogie zu thun haben.

Nach Siebenmann soll ein Processus mastoides nur beim Menschen und bei den anthropoiden Affen vorkommen. Wenn damit nur der Fortsatz gemeint ist, so ist es allerdings wahr, dass derselbe beim Menschen sehr stark entwickelt ist; dieser bildet aber doch nur eine Verlängerung des Pars mastoidea nach unten und treffen wir diese bei den meisten Notoungulaten viel stärker entwickelt als bei allen Affen, indem sie einen Lateralkamm bildet (6 a), der mit dem hinteren Teil des Tympanicum verschmolzen ist. (Siehe Fig. 4, Tfl. I; Fig. 2, Tfl. III und Fig. 6, Tfl. IV.) Trotz aller Veränderung, die das Pars mastoidea beim Menschen und bei den Affen erlitten hat, zeigt sich die Homologie desselben mit dem der Notoungulaten ganz besonders im Verhalten des Antrum mastoideum zur Paukenhöhle. Das Antrum mastoideum befindet sich stets hinten über der Paukenhöhle und ist von dieser und dem äusseren Gehörgang durch eine Knochenwand getrennt. Die Verbindung der beiden Höhlen wird durch eine länglich runde Oeffnung, den sogenannten Kuppelraum gebildet, in welchem sich das Hammer-Ambossgelenk befindet. Diese Oeffnung habe ich stets auf der inneren Seite direkt neben der Mündung des äusseren Gehörganges getroffen. Die grösste Differenz zwischen dem Pars mastoidea des Menschen und Affen und dem der meisten Notoungulaten besteht darin, dass dasselbe bei den ersteren ganz oder teilweise mit Knochenzellen (*Cellulae mastoideae*) ausgefüllt ist. Doch treffen wir auch bei den Notoungulaten einige Gattungen, bei denen das Pars mastoidea mit Knochenzellen ausgefüllt ist. (Siehe Fig. 6, Tfl. IV.)

Beim Menschen und Affen ist das Petrosium ebenfalls pneumatisiert und weil diese Knochenzellen mit den Cellulae mastoideae verschmelzen, wird das Pars mastoidea in der menschlichen Anatomie fälschlich als zum Petrosium gehörend betrachtet. Eine ähnliche Verwechslung kommt auch beim Tympanicum vor. Derjenige Teil, welcher der Bulla ossea entspricht und mit Knochengewebe ausgefüllt ist, wird beim Menschen als zum Petrosium gehörend betrachtet. Dennoch gehört die untere Partie, welche vom Canalis caroticus und der Tuba Eustachi durchquert wird, nicht zum Petrosium, sondern zum Knochenelement, welches bei den Säugetieren die Bulla ossea bildet. Dies ist sehr gut ersichtlich, wenn man die verschiedenen Abbildungen auf Tfl. IV mit einander vergleicht. (Vergleiche auch Fig. 2, Tfl. IV mit Fig. 4, Tfl. III.)

Beim Menschen erscheint das Pars mastoidea allerdings als ein Teil des Petrosium; die Entwicklungsverhältnisse sind aber noch nicht vollständig aufgeklärt; herrschen doch noch verschiedene Ansichten über die Verknöcherungspunkte, aus denen es hervorgeht. Ich habe in dieser Beziehung kein selbständiges Urteil. Die ganze Organisation scheint mir aber darauf hinzuweisen, dass das Pars mastoidea beim Menschen nicht bloss ein gewöhnlicher Auswuchs des Petrosium ist, der sich pneumatisiert hat, sondern ein Skeletelement, das sich mit letzterem anquilosiert hat. Aehnliche Verwachsungen kommen auch beim Squamosum vor. Es hat für mich gar nichts Befremdendes, dass ein Gehörorgan, wie das Pars mastoidea, das beim Menschen eine so starke Modifikation erlitten hat, bei diesem schon im sechsten Fötalmonat gänzlich mit dem Petrosium verwachsen ist. Sicherlich sind das Antrum und die Cellulae mastoideae keine sekundären Bildungen. Hasse hat eine ähnliche Höhle, die bei den Schildkröten vorkommt, mit dem Antrum mastoideum des Menschen homologisiert, und der gleichen Ansicht scheint auch Siebenrock zu sein. Allerdings wird beim Menschen ausser der Paukenhöhle und dem Antrum noch eine andere Höhle unterschieden, die mit dem Namen Aditus oder Recessus epitympanicus bezeichnet wird und könnte die betreffende Höhle bei den Schildkröten dieser entsprechen.

Eine dem Aditus analoge Höhle treffen wir bei vielen Säugetieren. Das Cavum tympani bei den Edentaten erstreckt sich bis in den Processus zigomaticus und hat bei einigen Gravigraden einen ganz bedeutenden Umfang. Derjenige Teil der Höhle, welcher sich im Processus zigomaticus befindet, wird jedenfalls dem Aditus entsprechen und fragt es sich, ob Aditus und Antrum sich nicht aus dem nämlichen primitiven Hohlraum entwickelt haben. Die Reptilien weisen meistens mehrere blasenartige Höhlen auf, die mit dem Cavum tympani in Verbindung sind. Van Beneden und Hasse unterscheiden zum Beispiel bei den Krokodillen ausser der Paukenhöhle noch einen Recessus cavi und Cellulae epitympanicae und ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass erstere dem Aditus und letztere dem Antrum entsprechen.

Aber auch wenn sich diese beiden Hohlräume aus der nämlichen primitiven Gehörblase entwickelt haben sollten, sind sie doch jetzt sehr verschieden, sowohl wegen der Lage, die sie einnehmen, als auch hinsichtlich ihrer Konstruktion.

Aehnlich verhält es sich bei den Marsupialien. Bei einigen Gattungen scheint sich der Aditus in eine Bulla ossea umgestaltet zu haben. Thatsache ist, dass bei keinem dieser Typen etwas dem Pars mastoidea der Notoungulaten Aehnliches vorkommt. Dieses stellt aber unstreitig ein primitives Gehörorgan dar und kann ich schon aus diesem Grunde nicht glauben, dass alle Säugetiere nur von einem einzigen Reptilientypus abstammen. Gegen eine solche Annahme sprechen auch noch andere Eigentümlichkeiten, die sich am Temporalkomplex der Notoungulaten erhalten haben.

Allen Autoren, die sich mit der Gattung Toxodon beschäftigt haben, ist die eigentümliche Beschaffenheit des Occiput aufgefallen. Burmeister sagt sogar, dass sich diese Organisation mit keinem andern Tier vergleichen lasse. Vergleicht man aber diesen Teil

des Schädels der Notoungulaten mit dem der verschiedenen Typen der Anomodonten, so findet man doch manche Aehnlichkeit. So wird das Hinterhaupt bei *Ptychognathus* lateral von dem stark vorspringenden Squamosum oder besser gesagt vom prosquamosalen Teil desselben begrenzt. Dieses umgibt in einem weiten Bogen den ganzen hinteren Teil des Schädels und verschmilzt mit dem Quadratum, so dass kaum eine Sutura sichtbar ist. Bei sehr vielen Notoungulaten finden wir eine ganz ähnliche Organisation. Das Hinterhaupt wird ebenfalls von der Knochenpartie umgeben, die gemeinhin als Squamosum bezeichnet wird und hier ebenfalls mit dem Processus protympanico (5) verschmilzt, welcher dem Quadratum der Anomodonten entspricht; bei jungen Tieren ist die Sutura, die diese beiden Knochenelemente verbindet, deutlich sichtbar. (Siehe (18) Tafel I, Fig. 3, 4 und 5, und Tfl. IV, Fig. 1.)

Ueber die Homologie des Quadratum ist bekanntlich schon sehr viel geschrieben worden und gehen die Ansichten, welcher Knochen demselben bei den Säugetieren entspricht, noch heute sehr auseinander. Owen hat dasselbe mit dem Tympanicum identifiziert und mit vollem Recht; man scheint aber heute fast allgemein der Ansicht zu sein, dass sich das Quadratum bei den Säugetieren in eines der Gehörknöchelchen transformiert habe. Immerhin gehen auch hierüber die Meinungen auseinander. Während die einen die Ansicht von Gegenbauer teilen, dass der Hammer dem Articulare des Unterkiefers und der Amboss dem Quadratum der Reptilien entspreche, glauben andere, dass der Hammer mit dem Quadratum homolog sei. Diese Theorien stützen sich bekanntlich auf den Umstand, dass sich die Gehörknöchelchen aus dem Meckelschen Knorpel entwickeln.

Einer solchen Homologisation tritt Albrecht auf das Entschiedenste entgegen, indem er nachweist, dass alle Gehörknöchelchen der Säugetiere zusammen der Columella entsprechen und der ganze Unterschied darin besteht, dass diese bei den Säugetieren gegliedert ist; bei den Amphibien und Reptilien dagegen einen ungegliederten Gehörstab darstellt. Am Schädel eines Kindes (1) sucht er zu beweisen, dass das Squamosum aus zwei Skeletelementen zusammen gesetzt sei: einem oberen, das der Schuppe, und einem unteren, das dem Quadratum entspreche. Die Grenze zwischen den beiden Elementen setzt er ungefähr auf die Höhe der Crista infratemporalis, so dass das Squamosum einen platten, schuppenartigen Knochen darstellt, während das Quadratum dem Processus zygomaticus entspricht, der das Tuberculum articulare, die Superficies glenoidalis, den Processus retroglenoidalis, die Incisura tympanica und den Processus retrotympanicus (2) trägt. Professor Albrecht ist sicher im Irrtum, wenn er glaubt, dass alle die eben angeführten Teile das Quadratum bilden. Das Squamosum ist überhaupt nicht aus zwei sondern aus drei Knochenelementen zusammengesetzt, aber keines derselben ist mit dem Quadratum, an dem bei den Reptilien der Unterkiefer artikuliert, homolog. Nach Rambaud und Renault entwickelt sich das Squamosum beim Menschen von drei Knochenpunkten aus: einem für den oberen Teil der Schuppe, einem andern für den Jochfortsatz (Zygoma) und einem dritten für den Ohrteil (Serrial). Diese drei Teile verwachsen beim Menschen sehr früh und bei der Geburt ist nichts von einer Sutura zu entdecken. Bei einigen Typen der Notoungulaten finden wir dagegen noch im postembryonalen Stadium Spuren der Suturen, die diese Knochenelemente von einander trennen.

Im La Plata-Museum besitzen wir zwei Schädel von *Toxodon*, an denen diese Nähte noch zu erkennen sind. Am einen, der von einem Individuum stammt, das schon die

(1) Professor Dr. Albrecht: «Ueber den morphologischen Wert des Unterkiefergelenkes, der Gehörknöchelchen und des mittleren und äusseren Ohres der Säugetiere». Vortrag gehalten am III. internationalen otologischen Congress in Basel, 1885.

(2) Es ist mir nicht klar, was Professor Albrecht damit bezeichnen will; das, was er an dem Kinderschädel, Figur 1, als Processus retrotympanicus bezeichnet, gehört beim normal entwickelten Temporalknochen zum Processus mastoidea.

vorderen Milchzähne gewechselt hat, ist die Sutura zygoma-serrial sehr deutlich sichtbar; die Sutura squama-serrial ist etwas mehr verwachsen aber doch noch erkennbar. Am andern Schädel verhält es sich umgekehrt; hier ist die Sutura squama-serrial noch gut erhalten, während die Sutura zygoma-serrial gänzlich verwachsen ist. Bei zwei andern Schädeln von Typen aus der oberen Kreide, die von ganz ausgewachsenen Tieren herkommen, ist letztere dagegen noch ziemlich gut zu erkennen.

Fig. A

TOXODON: — *so* supraoccipitale; *pa* parietale; *sq* squamosum; *qui* elementum zygoma = quadratojugale; *a b* elementum Serriale = prosquamosum; *ty* tympanicum; *c* posttympanicum = quadratum; *mae* meatus acusticus externus; 1 sutura squamoso-parietalis; 2 sutura squamoso-Serrialis; 3 sutura zygoma-Serrialis; 5 sutura mastoideo-posttympanica; 6 incisura mastoidea; 7 fissura Glaseri.

Fig. B

IGUANA: — *so* supraoccipitale; *bo* basioccipitale; *fs* fossa temporalis superior; *fi* fossa temporalis inferior; *qu* quadratum.

Fig. C

IGUANA: — *pa* parietale; *sq* squamosum; *qui* quadratojugale; *qu* quadratum; 1 sutura squamoso-parietalis; 2 sutura squamoso-quadratojugalis; 3 sutura quadrato-quadratojugalis.

Auf neben stehender Abbildung, Figur A, haben wir die drei Elemente Squama (*sq*), Zygoma (*qui*) und Serrial (*a-b*) und kann man deutlich sehen, dass das Tuberculum und die Superficies articulare zum Element Zygoma, der Processus retroglenoidalis und das Pars mastoidea zum Serrial gehören. Nach Professor Albrecht's Auffassung würde demnach das Quadratum aus zwei Knochenelementen zusammengesetzt sein. Wenn man aber diese Schädelpartie vom Toxodon mit derjenigen der Iguana (Fig. B und C), vergleicht, so sieht man sofort, dass das Zygoma mit dem Quadratumjugale homolog ist und für alle Fälle nur der serriale Teil dem Quadratum entsprechen könnte.

Eine genauere Untersuchung des Schädels der verschiedenen Typen der Reptilien zeigt nun aber, dass dieser Teil ausser dem Quadratum aus drei Knochen besteht, nämlich aus dem Squamosum (*sq*), dem Quadratumjugale (*qui*) und dem Prosquamosum oder Supratemporal (*st*). Bei manchen Reptilien ist letzteres stark atrophiert und bei

anderen sind die drei Knochen ankylosiert und bilden das Squamosum, wie bei den Säugetieren. Bei allen Amphibien und Reptilien, bei denen das Squamosum gut entwickelt ist, bildet dieser Knochen den oberen Teil des Mittelohrs. Dies ist auch bei den Notoungulaten mit dem Knochelement Serrial der Fall und es kann kein Zweifel bestehen, dass dieses dem Prosquamosum und nicht dem Quadratum entspricht. Wenn nun, wie Professor Albrecht nachgewiesen hat, keines der Gehörknöchelchen mit dem Quadratum homolog ist, so kann nur das Tympanicum demselben entsprechen.

Ich bezweifle durchaus nicht, dass die Entwicklung der Gehörknöchelchen aus dem Meckelschen Knorpel ein ganz primitives Stadium in der historischen Entwicklung der Säugetiere darstellt, kann aber darin keinen Beweis sehen für die Annahme, dass das Quadratum der Reptilien sich bei den Säugetieren in eines der Gehörknöchelchen transformiert habe. Bei der ontogenen Entwicklung kann man oft ganz primitive Stadien beobachten, während spätere Veränderungen nicht mehr zum Ausdruck gelangen.

Wenn man den Schädel der Säugetiere mit dem der Reptilien vergleicht, so sieht man, dass der Unterschied nicht so enorm ist und in keiner Weise zu der Annahme berechtigt, dass sich das Quadratum oder gar das Mandibulargelenk in ein Gehörknöchelchen umgewandelt habe. Weder bei den Amphibien noch bei den Reptilien ist die leiseste Spur einer solchen Veränderung vorhanden; zu dem kommen ja auch Gliederungen der Columella bei Amphibien und Sauropsiden vor und hat Dollo bei den Lacertilien ein Gehörknöchelchen wie den Hammer nachgewiesen.

Ferner müsste man sich fragen, welcher Knochen bei den Reptilien dem Tympanicum entsprechen würde, wenn das Quadratum mit einem andern Knochen homolog wäre. Es ist gar nicht anzunehmen, dass ein so komplizierter Knochen, wie das Tympanicum ist, erst bei den Säugetieren zur Entwicklung gelangte. Wenn man nur den einfachen Knochenring darunter versteht, welcher beim Menschen als Tympanicum bezeichnet wird, wäre dies freilich schon möglich; dieser bildet aber nur einen Teil desselben. Bei sehr vielen Säugetieren ist dieser Knochen so kompliziert, wie das Quadratum der Reptilien, das je nach der Familie von sehr verschiedener Konstruktion ist. Bei den Schildkröten bildet es nur einen Knochenring und ist die Ähnlichkeit mit dem Tympanicum der Gattung *Peltephilus* geradezu überraschend. Die Anomodonten und Crocodiliden haben kein bewegliches Quadratum mehr; dasselbe ist durch Suturas mit dem Prosquamosum und den Occipitalknochen verbunden und bildet den äusseren Gehörgang, an welchem das Trommelfell befestigt ist. Sowohl bei den Amphibien, wie bei den Reptilien, wird der obere Teil des knöchernen Mittelohrs vom Prosquamosum und der untere vom Quadratum gebildet und bei den Säugetieren vom Knochelement Serrial und dem Tympanicum. Dies kann doch nicht bloss eine Convergenzerscheinung sein.

Beim *Toxodon* und vielen anderen Typen der Notoungulaten ist das Tympanicum beinahe so kompliziert, wie das Quadratum bei den Crocodiliden; wir finden hier die nämlichen Suturas, welche dasselbe mit der Serrialpartie und den Exoccipitalknochen verbinden. Es bildet bei dieser Gruppe meistens eine breite Knochenplatte, die lateral in zwei Processus verläuft, welche durch eine Furche von einander getrennt sind. Ich habe den vorderen als *Processus tympanicus* (17) und den hinteren als *Processus posttympanicus* (5) bezeichnet. (Vergl. *Toxodon* Fig. 4, Tfl. I und *Nesodon* Fig. 2, Tfl. III.) Ersterer ist vom *Processus postglenoidalis* (11) durch die *Sutura tympanica-serrial* (9) getrennt, die der *Fissura Glaseri* entspricht, in welcher sich das *Foramen postglenoidalis* (10) befindet. Der obere Teil des *Processus posttympanicus* ist durch eine *Sutura* (18) mit der *Apofisis mastoidea* (6 a) und der untere ebenfalls durch eine *Sutura* (22) mit dem *Processus paroccipital* verbunden. Die Furche, welche das Tympanicum in zwei Teile scheidet, entspricht der *Incisura mastoidea*, welche sich beim *Toxodon* und *Tyotherium* sowie beim Menschen auch auf das *Pars mastoidea* erstreckt. Im unteren

Teil dieser Incisura befindet sich die Ausmündung des Canal Fallopi (15) und oben, wo das Tympanicum mit der Apofisis mastoidea zusammenstösst, die Sutura tympanica-mastoidea. Da die Incisura mastoidea die beiden Processus von einander trennt, so könnte man glauben, dass es sich um zwei Knochen handle und hatte ich früher angenommen, dass der Processus posttympanico zum Petrosum gehöre und dem Teil entspreche, welcher bei anderen Ungulaten fälschlich als Pars mastoidea bezeichnet wird. Dem ist aber nicht so; beide Teile gehören zum Tympanicum. An der Abbildung Fig. 1, Tafel IV, die die innere Seite des Temporalkomplexes vom Toxodon zeigt, ist deutlich zu sehen, dass sie zusammen den Meatus acusticus externus (21), den Sulcus tympanicus (24), die Tuba Eustachii (32) und die Bulla ossea (16) bilden. Beim Typotherium, Fig. 5, Tfl. I, und Fig. 4, Tfl. IV, ist ferner zu sehen, dass beide Processus durch eine Sutura vom Petrosum getrennt sind. Der laterale Auswuchs des Petrosum, welcher bei den Ungulaten als Pars mastoidea angesehen wird, den ich aber, um eine Verwechslung zu vermeiden, als Protuberancia petrosa (8) bezeichnet habe, ist bei den meisten Notoungulaten nur schwach entwickelt. (Vergl. Fig. 2 und 5, Tfl. I, und Fig. 4, Tfl. IV.) In unserem Museum besitzen wir nur eine Gattung dieser Gruppe, bei welcher diese Knochenpartie einen ziemlich grossen Umfang hat. Wie man sieht, hat das Tympanicum in dieser Gestalt grosse Aehnlichkeit mit dem Quadratum gewisser Reptilien; das eine wie das andere bildet den äusseren Gehörgang an dem das Trommelfell angeheftet ist. Es wäre gegen alles in der graduellen Entwicklung Beobachtete, wenn sich das Quadratum der Reptilien bei den Säugetieren in ein Gehörknöchelchen umgewandelt hätte und bei diesen wieder ein dem Quadratum analoger Knochen entstanden wäre.

Der grösste Unterschied hinsichtlich des Quadratum der Reptilien und des Tympanicum der Säugetiere besteht darin, dass bei letzterem der Unterkiefer gewöhnlich nicht mehr an diesem Knochen artikuliert. Aber auch dieser wird hinfällig, wenn man die Edentaten in Betracht zieht. Bei der Gattung Peltephilus trägt nämlich das Tympanicum ebenfalls das Mandibulargelenk. Ueberhaupt zeigt die Temporalpartie derselben noch grosse Aehnlichkeit mit der der Reptilien, wie auch Ameghino nachgewiesen hat. So kann man noch eine Sutura quadratojugal-prosquamosal unterscheiden. Das Tympanicum bildet eine Knochenröhre ähnlich dem Quadratum von Hydoospis.

Ich gehe hier nicht weiter auf die Beschaffenheit des Tympanicums bei den Edentaten ein, da es nicht der eigentliche Zweck dieser Arbeit ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Reptilien und Säugetieren festzustellen; ich wollte nur auf die erwähnten eigentümlichen Verhältnisse aufmerksam machen.

Um wieder auf die Huftiere zurückzukommen, so finden wir bei einigen Typen der Notoungulaten am Tympanicum den Processus posttympanicum stark atrophiert; dagegen kommen Spuren desselben bei einigen Familien der Ungulaten vor, bei denen das Pars mastoidea nicht zur Entwicklung gelangte; bei der Gattung Hippopotamus ist der Processus posttympanicum zum Beispiel beinahe so stark entwickelt, wie beim Toxodon.

Alle diese Beobachtungen dürften zu dem Schlusse berechtigen, dass die Ungulaten früher ein viel komplizierteres Tympanicum hatten und alle von einer gemeinschaftlichen Reptiliengruppe abstammen. Der Hauptunterschied in der Organisation der Temporalknochen der verschiedenen Familien dieser Ordnung besteht darin, dass das Pars mastoidea nur bei der Gruppe Notoungulata zur Entwicklung gelangte, was sich auf folgender Weise erklären liesse: Während sich bei den Notoungulaten die primitive membranöse Gehörblase allmählig verknöchert und zu einem Pars mastoidea umgestaltet hat, ist sie bei einigen anderen Ungulaten in Form von Guturaltaschen erhalten geblieben; bei der Mehrzahl derselben aber gänzlich unterdrückt worden. Wie wir später sehen, wird diese Vermutung auch durch die Entwicklung des Zahnsystems der Huf-

tiere bestätigt. Die Thatsache, dass das Pars mastoidea nur bei den Typen der Noto-ungulaten zur Entwicklung gelangt ist, bietet uns einen sicheren Anhaltspunkt für die Systematik der Huftiere, welcher uns grosse Dienste leisten kann, ganz besonders, wenn es sich um Convergenzerscheinungen handelt.

Ameghino glaubt zum Beispiel, dass die Familien Notohippidae und Equidae zu der nämlichen Stammlinie gehören, weil sie nach ihm einige Aehnlichkeit im Fussbau und in der Form der Zähne zeigen. Eine Untersuchung der Temporalknochen zeigt aber, dass die Equiden nicht zu den Notoungulaten gehören können, während in Betreff der Notohippiden kein Zweifel bestehen kann, dass sie in diese Gruppe kommen, da bei den ersteren das Pars mastoidea fehlt, bei letzteren aber eben so gut entwickelt ist, wie beim Nesodon. Den nämlichen Fall haben wir in Betreff der Familie Notostylodidae, die Ameghino in die Ordnung Tillodonta bringt; hier kann man freilich auch schon aus der Zahnkonstruktion sehen, dass dieselbe nicht zu dieser Ordnung gehören kann. Es gibt aber Fälle von Convergenzerscheinungen in der Konstruktion des Gebisses der Ungulaten, in denen die Entscheidung sehr schwierig ist. Die Backenzähne, sowohl die oberen als die unteren der Familie Astrapotheridae, zeigen so grosse Aehnlichkeit mit denjenigen der Familie Homalodontotheridae, dass Lydekker eine eigene Unterordnung für die beiden Familien gegründet hat. Das Vorhandensein des Pars mastoidea bei den Homalodontotheriden zeigt uns aber, dass diese Familie zu den Notoungulaten gehört, während bei den Astrapotheriden keine Spur eines solchen vorhanden ist und sie folglich nicht zu dieser Gruppe gehören können. In der That zeigt auch eine eingehende Untersuchung der Entwicklung des Gebisses der beiden Familien, dass dasjenige von Homalodontotherium auf den Grundplan des Zahnsystems der Toxodonten und das von Astrapotherium auf den der Rhinocерiden basirt ist.

Eine eingehende Beschreibung des Pars mastoidea der verschiedenen Typen der Noto-ungulaten werde ich erst bei Besprechung der betreffenden Familien bringen. Bevor ich mich aber mit diesen beschäftige, möchte ich erst die verschiedenen Ansichten in Betreff der Entwicklung des Zahnsystems der Ungulaten im allgemeinen an der Hand unseres Zahnmaterials erörtern.

Explicación de las Láminas

Las siguientes indicaciones valen para todas las figuras:

1. Supraoccipitale.	26. Margen de la pared mastoidea no cerrada del todo.
2. Exoccipitale.	27. Sutura mastoideo-petrosa.
3. Condylus.	28. Martillo (Hammer).
4. Processus paroccipitalis.	29. Orificium antri mastoidei.
5. Processus posttympanicus.	30. Pars petrosa.
6. Pars mastoidea.	31. Meatus acusticus internus.
6 a). Crista lateralis mastoidea (processus mastoideus).	32. Tuba Eustachii.
7. Processus tympanicus.	33. Canalis caroticus.
8. Protuberantia petrosa.	34. Canalis temporalis.
9. Fissura Glaseri.	35. Foramen parieto-temporale.
10. Foramen postglenoidale.	36. Parietale.
11. Processus postglenoidalis.	37. Squamosum.
12. Fossa articularis (cavitas glenoidalis).	38. Sutura squamoso-parietalis.
13. Tuberculum articulare.	39. Sutura squamoso-petrosa.
14. Incisura mastoidea.	40. Sutura exoccipito-petrosa.
15. Canalis Fallopii.	41. Sutura squamoso-mastoidea (escamo-Serrial).
16. Bulla ossea.	42. Sutura zygoma-Serrialis.
17. Sutura petro-tympanica.	43. Sutura exoccipito-suproccipitalis.
18. Sutura mastoideo-posttympanica.	44. Basioccipitale.
18 a). Sutura tympanico-mastoidea.	45. Foramen magnum.
19. Sutura mastoideo-supraoccipitalis.	46. Foramen lacerum.
20. Foramen temporale.	47. Fossa styloidea.
21. Meatus acusticus externus.	48. Sulcus transversus.
22. Sutura posttympanico-paroccipitalis.	49. Crista occipitalis interna.
23. Cavum tympani.	50. Fossa posterior.
24. Sulcus tympanicus.	51. Basisphenoidale.
25. Antrum mastoideum resp. cellulae mastoideae.	

LÁMINA I

Fig. 1. — Parte occipital de un cráneo de *Macrauchenia patagonica*, tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 2. — Parte occipital de un cráneo de *Toxodon Burmeisteri*, $\frac{1}{3}$ tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 3. — Parte supraoccipital y temporal de un cráneo de *Toxodon*, individuo joven, $\frac{1}{2}$ tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 4. — Parte occipital y temporal de un cráneo de *Toxodon*, individuo joven, vista de costado, $\frac{2}{3}$ tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 5. — Parte occipital de un cráneo de *Typotherium cristatum*, individuo joven, tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 6. — Cráneo de *Pachyrucus typicus*, individuo adulto, tamaño natural; formación pampeana inferior (Monte Hermoso).

Fig. 7. — Parte posterior del mismo cráneo vista por el lado anterior.

Fig. 8. — La misma parte, vista por el lado posterior.

LÁMINA II

Fig. 1. — Parte occipital de un cráneo de *Tehuelia*, tamaño natural; formación cretácea superior, Lago Musters (Patagonia).

Fig. 2. — Parte occipital de un cráneo de *Thomashuxleya*, tamaño natural; formación cretácea superior, Lago Musters.

Fig. 3. — Parte occipital de un cráneo de *Tehuelia regia*, tamaño natural; formación cretácea superior, Lago Musters.

Fig. 4. — Parte occipital de un cráneo de *Nesodon ovinus*, individuo joven, $\frac{1}{3}$ tamaño natural; formación santacruceña.

LÁMINA III

Fig. 1. — Parte temporal de un cráneo de *Nesodon imbricatus*, individuo adulto, vista lateral interna, $\frac{9}{10}$ tamaño natural; formación santacruceña.

Fig. 2. — Parte temporal de un cráneo de *Nesodon ovinus*, individuo adulto, vista lateral externa, de tamaño natural; formación santacruceña.

Fig. 3. — Parte occipital de un cráneo de *Toxodon Burmeisteri*; individuo adulto, vista por el lado interno, $\frac{1}{2}$ tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 4. — Cráneo de *Typotherium cristatum*; individuo viejo; corte transversal por la parte temporal vista por el lado posterior, tamaño natural; formación pampeana inferior (Monte Hermoso).

LÁMINA IV

Fig. 1. — Parte temporal de un cráneo de *Toxodon*; individuo joven, vista lateral interna, $\frac{1}{2}$ tamaño natural; formación pampeana.

Fig. 2. — Corte transversal del temporal de un indio de la Patagonia: *a*) parte posterior; *b*) parte anterior; tamaño natural.

Fig. 3. — Corte transversal del temporal de guanaco (*Lama huanachus*): *a*) parte posterior; *b*) parte anterior; tamaño natural.

Fig. 4. — Parte temporal de *Typotherium*; individuo joven: *a*) parte lateral interna; *b*) parte lateral externa; tamaño natural; formación pampeana inferior (Monte Hermoso).

Fig. 5. — Corte transversal del temporal de *Hegetotherium strigatum*: *a*) parte posterior; *b*) parte anterior, tamaño natural; formación santacruceña.

Fig. 6. — Cráneo de *Typotherium australe*; corte transversal por la parte temporal, visto por el lado posterior; tamaño natural; formación santacruceña.

Fig. 7. — Corte transversal del temporal de *Cercopithecus*: *a*) parte posterior; *b*) parte anterior; tamaño natural.

Fig. 8. — Cráneo de *Alouata*; corte transversal por la parte temporal: *a*) parte posterior; *b*) parte anterior; tamaño natural.

Fig. 1

Fig. 6

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 2

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 4

Fig. 2

Fig. 1

Fig. 3

ERRATAS

<i>Página</i>	<i>línea</i>	<i>léase</i>	<i>en lugar de</i>
7	14	antropomorfo	atropomorfo
7	última	las Ancylopodas	los Ancylopodos
8	1	Thoatherium	Thoratherium
8	33	Phobereotherium	Phoberiotherium
8	34	Palaeolithops	Palaeolithaps
14	43	las Chinchillas	los Chinchillos
15	2	la Chinchilla	el Chinchillo
16	30	descripta	descriptiva
18	1	Fig. A	Fig. B
18	4	Fig. A	Fig. B
18	5	(a-b)	(qu)
18	28	ésta forma la	esta forma es la
19	17	Anomodontes	Amonodontes
19	penúltima	la tuba	las tubae

<i>Seite</i>	<i>Zeile</i>	<i>man lese</i>	<i>statt</i>
23	1	phylogenetischer	philogenetischer
23	3	Phylogenie	Philogenie
24	24, 31, 40	Repräsentanten	Representanten
27	20	Chinchilla	Chinchillo
28	17	ankylosiert	anquilosiert
28	29, 31	zygomaticus	zigomaticus
29	31	mastoideus	mastoidea
31	1	ankylosiert	ankilosiert
31	2	Prosquamosum	Squamosum
31	45	postglenoidale	postglenoidalis
31	48	paraoccipitalis	paraoccipital
32	5, 36, 39	posttympanicus	posttympanico

Man lese überall: die Pars mastoidea statt das Pars mastoidea.