

# CÉRVIDOS ACTUALES Y FÓSILES DE SUD AMÉRICA.

REVISIÓN DE LAS FORMAS EXTINGUIDAS PAMPEANAS

Por EDUARDO CARETTE

---

El renombrado zoólogo que en vida fué Sir Richard Lydekker, colaborador del doctor Francisco P. Moreno en el estudio de nuestras faunas de mamíferos fósiles, terminó sus tareas en el Museo Británico con un catálogo razonado de los rumiantes, cuya última parte, aparecida después de su fallecimiento, y dedicada casi enteramente al grupo de los Cérvidos, me ha sugerido este trabajo de revisión de nuestros ciervos fósiles que ahora someto a la benevolencia de mis colegas; con ella me he iniciado en este grupo inmigrante en Sud América, tan interesante para nuestros estudios de zoogeografía actual como para nuestros ensayos de correlación geo-paleontológica, apenas reveladas.

Por ello mismo, creo cumplir con una sagrada deuda al reunir aquí los nombres de los dos ilustres maestros que encabezan esta memoria: el del doctor Moreno, a quien debemos los paleontólogos del Museo de La Plata el abundante material de estudio que será siempre nuestro orgullo; y el de Sir Richard Lydekker, que nunca no ha dejado de estar ligado a nuestra institución desde el día en que puso su talento al servicio de la ciencia argentina.

No he de ser yo quien diga si he conseguido el objeto que modestamente me proponía al escribir estas páginas; deseoso, primeramente, de ofrecer tan sólo una revisión de las formas fósiles de Cérvidos hasta la fecha descritas para Sud América, cuyo material típico pertenece casi exclusivamente a nuestras colecciones, me he visto después llevado a considerar la sistemática de las formas actuales, e insensiblemente esta ingrata tarea me ha conducido a someter a un atento examen los cuadros taxonómicos de zoólogos y paleontólogos. El resultado de mis cavilaciones sobre ese tópico es el proyecto de clasificación que sin otra preten-

sión ofrezco a la crítica, y la nueva distribución genérica y específica de los ciervos fósiles pampeanos con que termina mi trabajo.

Puede que me haya equivocado e, involuntariamente, haya repetido lo que otros más sabios ya dijeran. Sirva en mi defensa la escasez bibliográfica a que he tenido que ceñirme, no obstante mis empeños en busca de tales fuentes.

A este respecto debo manifestar que he sido ayudado eficazmente por los señores doctor Roberto Dabbene y profesor Félix F. Outes, quienes pusieron a mi alcance obras para mí, sin esta su amable intervención, inaccesibles. Me es grato expresarles aquí mi agradecimiento; lo mismo que al doctor Luis M. Torres, director del Museo, por el interés que ha tomado en la publicación de estas páginas, y a mi buen amigo el doctor Carlos Bruch, quien, con su bien conocida pericia, ha se encargado de su ilustración gráfica.

## I

### Historia de los descubrimientos de Cérvidos fósiles americanos

Los Cérvidos han dejado numerosos restos en las capas terciarias neogénicas: en Europa, especialmente, se señala por millares los trozos de cornamentas y sus restos esqueléticos hallados en los estratos diluviales. En América, tales materiales fósiles no faltan seguramente, pero son mucho más escasos y muy incompletos, circunstancias que han dado origen a una profusa y engorrosa lista de especies nuevas, cuya enumeración cronológica debemos considerar previamente a toda discusión morfológica.

Como para muchos otros grupos de mamíferos sudamericanos, encontramos la primera noticia respecto de los Cérvidos fósiles en las obras de Lund sobre la fauna de Lagoa Santa. A mediados del siglo pasado, Lund anunciaba el hallazgo de tres especies fósiles de *Cervus*, muy semejantes a formas vivientes y representadas por buen número de restos, que designa como *Cervus aff. simplicicorni*, *C. aff. paludoso* y *C. aff. campestri*<sup>1</sup>.

Algunos años más tarde, el paleontólogo Bravard inicia la exploración geo-paleontológica de nuestro territorio, y en 1857 y 1858 da a conocer, en sus *Observaciones geológicas sobre la hoya del Plata* y en una *Monografía de los alrededores del Paraná*, los resultados paleontológicos

<sup>1</sup> LUND, *Blik paa Brasiliens dyreverden, ec. Denska Vid. Selsk Skr.*, IX, 1842, y *Meddelelse af det uåbytte de i 1844 undersøgte knoglehnter have afgivet til kundskaben om Brasiliens dyreverden... Vid. Selsk. nat. og math Afh.*, XII, Lagoa Santa, 1844, páginas 86-89.

de sus investigaciones <sup>1</sup>, reproducidos más tarde por P. Gervais (1867-69) <sup>2</sup> y Burmeister (1879) <sup>3</sup>: de la reseña de estos autores resultaría que Bravard había señalado cuatro especies fósiles de *Cervus*: el *C. magnus* de las arenas pampeanas pliocenas, el *C. diluvianus*, y los *C. pampaeus* y *entrierianus* de las arenas pampeanas de Paraná; todas ellas no caracterizadas.

En 1864, Burmeister, en el tomo I de los *Anales del Museo público de Buenos Aires*, al ofrecer una *Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano* <sup>4</sup>, dice respecto de los *Cervina*: «dos especies muy parecidas a *Cervus paludosus* y *C. campestris* han vivido en la época diluviana y hay restos (de ellas) en el Museo y en la colección de don Manuel Eguía. Bravard ha llamado la mayor *C. magnus* y la menor *C. pampaeus*: probablemente son idénticas a las halladas por Lund en las cavernas de Minas Geraes». En el *Suplemento a los caballos fósiles de la formación pampeana*, y en la *Description physique de la République Argentine*, tomo III (1875-1879) <sup>5</sup>, Burmeister se ratifica en esa opinión, considerando como perteneciente a *C. paludosus* y *C. campestris* el material fósil que Bravard tenía por característico de sus *C. magnus* y *C. pampaeus*.

En 1880 aparece la *Antigüedad del hombre en el Plata* <sup>6</sup>: Florentino Ameghino anuncia entonces el hallazgo de numerosísimos restos de ciervos en los paraderos del hombre prehistórico y dentro de las capas pampeanas: esos restos, que con igual abundancia nunca se habrían vuelto a encontrar, corresponderían a muchas especies fósiles de Cérvidos, unas ya reveladas por las exploraciones de Lund y Bravard, otras descritas por el mismo Ameghino en colaboración con Henri Gervais, y alguna que otra enteramente nueva. En efecto, en la enumeración de los *Mamíferos fósiles de Sud América*, Gervais y Ameghino <sup>7</sup> habían adoptado las

<sup>1</sup> A. BRAVARD, *Observaciones geológicas sobre la hoya del Plata*, Buenos Aires, 1857; y *Fauna pliocena de la América del Sur*, en *Geología de las Pampas. Registro estadístico del estado de Buenos Aires*, tomo I, 1857, página 10, Buenos Aires, 1858.

<sup>2</sup> P. GERVAIS, *Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles*, 1<sup>er</sup> série, 2<sup>e</sup> partie: *Recherches sur différents groupes de mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*, en *Zoologie et Paléontologie générales*, Paris, 1867-69.

<sup>3</sup> G. BURMEISTER, *Enumeratio specierum mammalium formationem quaternariae pampeanae*, etc. Apéndice de *Los caballos fósiles de la formación pampeana*, página 84, Buenos Aires, 1879.

<sup>4</sup> G. BURMEISTER, *Fauna argentina: Mamíferos fósiles*, en *Anales del Museo público de Buenos Aires*, tomo I, páginas 234-5, Buenos Aires, 1864-69.

<sup>5</sup> G. BURMEISTER, *Mammifères. Description physique de la République Argentine*, tomo III, páginas 459-466, Buenos Aires, 1879.

<sup>6</sup> FL. AMEGHINO, *La antigüedad del hombre en el Plata*, 1880, tomo I y II y edición Cultura Argentina, Buenos Aires, 1918.

<sup>7</sup> GERVAIS et AMEGHINO, *Les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*, números 175 a 187, páginas 122-129, París-Buenos Aires, 1880.

especies de Lund y, en su mayoría, las de Bravard, subsistiendo, pues, para esos autores, como buenas especies, los *C. aff. campestris*, *C. aff. simplicicorni*, *C. aff. paludoso*, *C. pampaeus*, *C. diluvianus*, *C. entrianus* (estos dos últimos no caracterizados ni descritos) y el *C. pampaeus* tenido por próximo del actual *C. campestris*; desapareciendo, en cambio, de la nomenclatura el *Cervus magnus* Brav. por idéntico al *C. aff. paludoso*.

Fuera de estas especies ya conocidas y de *C. rufus* Cuv., Gervais y Ameghino, a base de nuevos materiales, describen brevemente una serie de formas dudosas y tres especies nuevas que son las siguientes:

1. *Cervus dubius* (nº 179): representado por «un cráneo provisto de un cuerno con un solo mogote corto y delgado», procedente de Bolivia, en donde lo habría recogido Castelnau con restos de *Scelidotherium* (aunque, en verdad, no parece citado en la reseña zoo-paleontológica del correspondiente viaje).

2. *Cervus tuberculatus* (nº 181): esa especie nueva está fundada en un trozo de mandíbula, con dos molares y dos premolares, caracterizados «por la existencia en su cara interna de un pequeño tubérculo situado en los molares al nivel del surco interno, y en los premolares en la parte anterior del lóbulo posterior».

3. *Cervus brachyceros* (nº 185): la representa un fragmento de cuerno con rastros de dos mogotes, «uno de dirección anterior y otro prolongación del eje principal, de dirección pósterio-superior» (fig. 1, nº 1).

A las especies dudosas (nº 183, 184) pertenecen tres fragmentos de cuernos, dos de ellos «depositados en las colecciones de Cope»: el primero sería de «forma parecida a la del reno»; el segundo, «muy delgado, sin tubérculos en la superficie, provisto de cuatro mogotes quebrados»; en cuanto al tercero, igualmente desprovisto de tubérculos superficiales, pero adornado por surcos longitudinales muy acentuados, Gervais y Ameghino lo consideran como una forma «diferente del *Blastoceros* sudamericano por la presencia de un mogote basal muy desarrollado».

En la ya recordada *Antigüedad del hombre*, Ameghino enumera nuevamente todas estas formas, agregándoles la mención de tres especies inéditas y una nueva, el *Cervus mesolithicus*, «extinguida muy recientemente», y que en cuanto a los demás ciervos se caracterizaría «sobre todo por la curvatura muy pronunciada del borde inferior del cuerpo de la mandíbula, como también por el espesor y solidez del mismo hueso».

No solamente en la Argentina se iba señalando Cérvidos fósiles: en 1875, Th. Wolf<sup>1</sup>, que fuera explorando la región ecuatoriana de Río Bamba, daba cuenta de haber hallado en Punin los restos de dos *Cervus* fó-

<sup>1</sup> TH. WOLF, *Knochenschlucht von Punin bei Riobamba*, in *Neues Jahrbuch für Min. Geol. u. Palaeontologie*, 1880, página 155 (citado por Branco).

siles, uno de grandes dimensiones, el *C. Chimborassi* y otro posiblemente idéntico con *Cervus chilensis*, el *C. Riobambensis*. Desgraciadamente este autor no acompaña esta noticia de ninguna descripción.

La fauna fósil de Punin fué reestudiada en 1883 por W. Branco <sup>1</sup>, quien disponía de las colecciones obtenidas en los mismos yacimientos por Reiss y Stübel: los Cérvidos estaban representados allí por restos esqueléticos, fragmentos de cuernos, además de alguna dentadura, todo ello muy incompleto y sólo suficiente para reconocer una especie, *C. aff. chilensis*, y tres a cinco « formas dudosas » que Branco declara no poder identificar por la falta de material de comparación. Los cuernos del *C. aff. chilensis* llevan, dice Branco, además de los tubérculos característicos para la especie viviente, profundos surcos longitudinales, más marcados que en *C. campestris* y acompañados de fuertes tubérculos en su parte proximal; a regular distancia de la base nace un mogote subbasal. Un fragmento de cuerno de la misma colección le hace pensar en *C. capreolus* de Europa; un tercero, casi liso y con rama muy encorvada, en *Cervus dama*. A una especie de mayor tamaño habrían pertenecido todo un grupo de otros fragmentos de cuernos, los cuales, por la inserción de la rama ocular, según Branco, recuerdan al *Cervus elaphus*. En cuanto a los dientes, molares y premolares inferiores, bastaría su solo tamaño, para indicar la presencia de dos especies fósiles igualmente cercanas de *Cervus dama*: todos o casi todos esos dientes llevan columnas basales que para los M<sup>3</sup> son hasta dobles y triples. Los restos del esqueleto corresponden, en parte, a una especie de dimensiones semejantes al *Cervus capreolus*.

Mientras tanto, se había descubierto también algún material en el Brasil: Lydekker <sup>2</sup>, al hacer la revisión de los restos de mamíferos fósiles del Museo Británico, da cuenta de la existencia entre la fauna fósil de las cavernas de Minas Gerães, del *Cariacus rufus* y de otros *Coassina*, representados por series molares; éstas, por su diverso tamaño, forman tres grupos que recuerdan a *C. simplicicornis*, *C. memorivagus* y *Pudu*. En su mismo catálogo de 1885-1887, Lydekker cita un *calvarium* que habría pertenecido a la colección Bravard y sería el tipo del *Cervus magnus* de ese autor, idéntico, como lo quería Burmeister, al actual *Cervus paludosus* Desm.

Con el año 1888 comienza una nueva época para el conocimiento de los Cérvidos fósiles americanos, especialmente los argentinos: en efec-

<sup>1</sup> W. BRANCO, *Ueber eine fossile Säugetierfauna von Punin bei Riobamba... Palaeontol. Abhandl.*, Bd. I, H. 2, p. 130, Taf. XVIII, fig. 1-5, Berlín, 1883.

<sup>2</sup> R. LYDEKKER, *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum*, Pt. II y V, supplement; página 78-139 y 329, London, 1885-87.

to, hasta entonces, y sin duda que por causa de la exigüidad de los restos fósiles, los autores se han limitado casi exclusivamente a reconocer en las formas extinguidas la semejanza o afinidad con las vivientes, pues de las nuevas especies debemos hacer casi completa abstracción: o son simples nomina nuda (las de Bravard, Wolf, etc.), o son tan pobremente caracterizadas que, a falta de las piezas originales, resulta casi inútil ensayar de identificarlas.

En 1888, Florentino Ameghino, entonces encargado de nuestra sección paleontológica, hace público un breve trabajo titulado *Rápidas diagnósis*<sup>1</sup>, exclusivamente fundado en el material fósil depositado en el Museo; él es el punto de partida de todos sus escritos posteriores sobre los Cérvidos, por más que allí ubica aún todas las especies argentinas dentro del único género eurasiático *Cervus*.

De las especies descritas en colaboración con Henri Gervais, ahora sólo menciona el *C. brachyceros*, objeto de una redescrición: por lo demás, trae a colación nueve especies nuevas, las cuales, de acuerdo con la morfología de los cuernos, distribuye en cinco grupos:

Grupo A. — Cuernos cilíndrico-aplastados, más o menos cilíndricos en el curso de la rama principal, muy arqueada, aplastados en las bifurcaciones, y con casi todas sus ramificaciones colocadas a un mismo lado y de dirección ántero-externa. Mogote ocular colocado muy arriba de la base.

*C. fragilis*, *C. ensenadensis* Amegh.

Grupo B. — Cuernos cilíndricos, rectos, cortos, gruesos, con ramificaciones regulares a ambos lados, la primera bastante alejada de la base. (*Blastocerus* Gray).

*C. azpeitianus* Amegh.

Grupo C. — Cuernos cilíndrico-aplastados, con mogote ocular basal, de dirección ántero-superior.

*C. brachyceros* Gerv. & Amegh., *C. lujanensis* y

*C. palaeoplatensis* Amegh.

Grupo D. — Cuernos divididos en la base, o un poco arriba de ella, en dos ramas cortas de dirección anterior y posterior, subdivididas o no.

*C. sulcatus*, *C. seleniticus* Amegh.

Grupo E. — Cuernos muy grandes, aplastados en todo su largo, fuertemente ensanchados en las bifurcaciones (con aspecto de reno o de *Megaceros*).

*C. ultra* Amegh.

Aunque esos grupos creados por Ameghino no vengán señalados por ninguna denominación, debemos acordarles el valor de subgéneros, pues la mención que hace el autor de la equivalencia de su grupo B. con *Blastocerus* no significa otra cosa. Veamos ahora cómo están caracterizadas las especies y cuál es el material que les ha servido de fundamento.

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Rápidas diagnósis de mamíferos fósiles nuevos*, etc., números 14-22, páginas 11-14, Buenos Aires, febrero 1888.



Cornamentas típicas de: 1, *Furcifer sulcatus* Amegh.; 2, *Blastocerus campestris fossilis* Amegh.; 3, *Paraceros fragilis* Amegh.; 4, *Cervus lujanensis* Amegh.; 5, *Cervus brachyceros* Amegh. Emende; 6, *Furcifer seleniticus* Amegh.; 7, *Paraceros ensenadensis* Amegh.; 8, *Antifer ultra* Amegh.; 9, *Blastocerus azpeitianus* Amegh.; 10, *Cervus palaeoplatensis* Amegh.

La especie *C. fragilis* (n° 14) se distingue por sus cuernos largos, delgados, casi enteramente cilíndricos, ramificados y adornados con pequeños surcos longitudinales, poco aparentes. La representa un trozo basal de cuerno, con tres mogotes dirigidos lateralmente, el cual procede del pampeano medio del río Arrecifes (lám. I, fig. 3).

El *C. ensenadensis* (n° 15) viene a ser una especie de mayores dimensiones; sus cuernos serían caracterizados por su base casi cilíndrica, la rama principal muy aplastada, una cara anterior enteramente lisa, algo convexa, y la posterior casi chata y fuertemente surcada longitudinalmente. Se funda esta especie en un corto trozo basal de cornamenta con una sola ramificación, que procede del pampeano inferior de la Ensenada (lám. I, fig. 7).

El *C. azpeitianus* (n° 16), del pampeano lacustre de Luján, pertenecería, como hemos visto, al grupo *Blastoceros* de Gray: está representada esta forma por la « parte superior de un cuerno con una larga rama principal, muy aplastada al nivel de las bifurcaciones y subdividida en tres secundarias », la que Ameghino considera como ramificación accesorio de otra mayor. Por la disposición de las ramificaciones, esta especie se alejaría, según el autor, de *C. paludosus*, lo mismo que por el aspecto superficial del cuerno, cuyas típicas verrugas son reemplazadas por acañaduras longitudinales poco profundas (lám. I, fig. 9).

La especie número 17 es el *C. brachyceros*, ahora caracterizado por un asta principal larga, aplastada en toda su longitud, de diámetro bastante uniforme, doblemente encorvada en forma de S, provista de un mogote ocular subdividido en tres puntas, y de dos mogotes superiores dirigidos hacia afuera. Este cuerno incompleto procede del pampeano superior. (lám. I, fig. 5).

El *C. lujanensis* (n° 18) es bastante parecido al anterior, pero de tamaño algo mayor, aunque con cuernos más delgados. La rama principal en éstos se vuelve más aplastada a medida que se aleja de la base: su cara ántero-interna está cubierta por verrugas altas y aisladas que, cada vez más ralas, son reemplazadas en la parte superior de las astas por leves surcos longitudinales; la cara póstero-externa es lisa o longitudinalmente surcada. Lo mismo que en *C. brachyceros*, hay un mogote ocular y dos ramificaciones superiores. La pieza típica de la especie es un cuerno incompleto (lám. I, fig. 4); es propia del pampeano superior y del lacustre.

La tercera forma del grupo C., el *Cercus palaeoplatensis* (n° 19), igualmente proveniente del pampeano de Luján, y representada por un cuerno muy incompleto; es considerada por Ameghino como forma de grandes dimensiones caracterizada por sus cornamentas sin verrugas, inferiormente muy aplastadas, y adornadas con tres ramificaciones, la última « en forma de lámina delgada que se va ensanchando gradualmente y se encorva sobre sí misma formando un principio de espiral » (lám. I, fig. 10).

Los *C. sulcatus* y *seleniticus* (n<sup>os</sup> 20-21), del pampeano superior de Areco y Olivera, representan el cuarto grupo del género *Cervus*; la primera forma (lám. I, fig. 1), es conocida tan sólo por un cuerno incompleto, de base muy comprimida, bifurcado a tres centímetros de ella en dos ramificaciones, anterior y posterior, que forman « un ángulo más abierto que en el huemul », adornadas ambas con profundos surcos longitudinales. La otra especie, *C. seleniticus*, de la cual existe parte del cráneo (lám. I, fig. 6), al parecer más robusto que el de *C. campestris*, también muestra en los cuernos la misma base comprimida y la misma bifurcación próxima a la « corona »: la ramificación anterior es larga, gruesa, dirigida hacia adelante y afuera, y luego encorvada; de allí que el cuerno tenga un aspecto de « media luna », origen del nombre específico.

El *C. ultra* (n<sup>o</sup> 22) lo constituye un trozo (superior) de cuerno de enormes dimensiones que habría llevado cuatro ramificaciones, tres superiores y una basal (?) colocadas todas en un mismo lado. La rama principal es tan aplastada, que se reconoce en ella dos caras convexo-cóncavas, adornadas con fuertes acanaladuras y rugosidades tuberculiformes. Es otra especie propia del pampeano superior (lám. I, fig. 8).

En junio de 1888, Ameghino <sup>1</sup> agregó a todas estas especies de *Cervus*, una nueva forma designada como *C. avius*; la caracterizan su talla y sus cornamentas cilíndrico-aplastadas, con grandes acanaladuras longitudinales que se prolongan hasta las ramificaciones superiores. *C. avius* sería la especie más antigua del género en Sud América: procede de los estratos miocénicos de Monte Hermoso (fig. 1, n<sup>os</sup> 2 y 3).

Por su lado, en el curso del mismo año 1888, el doctor Francisco P. Moreno <sup>2</sup> daba a conocer muy brevemente, en un sencillo *Informe preliminar*, unas cuantas especies nuevas de *Cervus*, tres también procedentes de las capas de Monte Hermoso y una del pampeano superior de Tapalquen, caracterizadas como sigue:

1. *Cervus patachonicus*: base de un cuerno con estrías rugosas, cilíndrico como en *C. paludosus*; de igual talla, a juzgar por ese cuerno y un metatarso completo.

2. *C. minor*: húmero del mismo tamaño que el de *C. campestris*, cuernos cilíndrico-aplastados.

3. *C. intermedius*: húmero de talla inferior al de *C. patachonicus*, pero proporcionalmente mucho más fuerte.

4. *C. tapalquenensis*: el cuerno completo tiene 65 centímetros de altu-

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*, página 16, Buenos Aires, 1888 (junio).

<sup>2</sup> F. P. MORENO, *Museo La Plata. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888*, en *Boletín del Museo de La Plata* (prov. de Buenos Aires), páginas 13 y 19, Buenos Aires, 1888.

ra y es de distinto aspecto que los conocidos del pampeano. Es una especie ésta contemporánea de *Glyptodon*, *Panochthus*, *Myloodon*, etc.; su descripción debía ser objeto de un trabajo ulterior no aparecido.

El tratado de Florentino Ameghino sobre los *Mamíferos fósiles*<sup>1</sup> significa el momento culminante para el conocimiento de las faunas fósiles del pampeano: además de representar una recapitulación crítica de todas las investigaciones anteriores, esa célebre obra de nuestro paleontólogo nacional contiene muchos elementos nuevos, a los cuales poco se ha agregado más tarde, respecto de las últimas faunas terciarias y cuaternarias de Sud América.

En lo que se refiere al grupo que estudiamos, si bien el material nuevo que Ameghino tuviera entonces a su disposición era escaso, los *Mamíferos fósiles* nos muestran a las claras el espíritu innovador que animaba a Ameghino en el campo de la paleontología.

El cuadro de los Cérvidos fósiles argentinos que ofrecíanos la breve comunicación de 1888 ha sido, en 1889, asegurado en sus lineamientos, a la vez que extendido: los cinco grupos de *Cervus* se convierten entonces en ocho distintos géneros, siempre basados en la morfología de las cornamentas. Se reparten en dos grupos principales: *Coassus*, *Furcifer* y el nuevo género *Epieuryceros* representan el primero, de cornamentas cortas y poco o nada ramificadas; *Cervus*, *Blastocerus* y los nuevos géneros *Paraceros* y *Antifer*, todos provistos de cuernos largos y muy ramificados, forman el segundo grupo, o sea el block principal de los Cérvidos fósiles argentinos. Las ideas taxonómicas de Ameghino están claramente expuestas en la clave que reproducimos a continuación:

I. Cuernos cortos, sin ramificaciones, o en corto número.

1. Un solo mogote recto y puntiagudo (cuernos sencillos). *Coassus*.
2. Dos grandes ramas en horquilla encima de la corona (cuernos bifurcados). *Furcifer*.
3. Cuerno en abanico desde la base, con pequeñas ramificaciones terminales. *Epieuryceros*.

II. Cuernos largos, con numerosas ramificaciones.

1. Mogote ocular muy arriba de la corona. Grupo Blastocerino.
  - a) Rama principal cilíndrica, con ramificaciones a ambos lados. *Blastocerus*.
  - b) Rama principal cilíndrica o cilíndrico-aplastada, y con ramificaciones a un solo lado. *Paraceros*.
2. Mogote ocular colocado inmediatamente encima de la corona. Grupo Cervino.

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Contribución al conocimiento de los Mamíferos fósiles de la República Argentina*, páginas 599-614, planchas XXXVI-XXXIX. Buenos Aires, 1889.

- a) Rama principal cilíndrica o cilíndrico-aplastada, con ramificaciones a un solo lado. *Cervus*.  
b) Rama principal aplastada, lo mismo que sus ramificaciones, y ensanchada en las bifurcaciones. *Antifer*.

1. *Epieuryceros*, nuevo género monotípico, es caracterizado por sus cuernos cortos, anchos « en forma de abanico que se ensancha inmediatamente encima de la corona »; la especie *E. truncus* es conocida por un trozo de cuerno procedente del ensenadense (puerto de La Plata). Su base, casi circular, soporta dos ramificaciones, una muy corta (?) y la principal adornada por estrías y verrugas en sus caras interna y externa.

2. En *Paraceros*, igualmente género nuevo, están comprendidos los ex *Cervus ensenadensis*, *fragilis* y *avius*, además de la nueva especie *Paraceros vulneratus*: de modo que se puede considerarle como equivalente al grupo A, del cuadro taxonómico de 1888. Caracterizado a la vez por sus cuernos largos y cilíndrico-aplastados, y por sus ramificaciones bilaterales e inclinadas hacia los lados y hacia atrás, *Paraceros* se distingue de los otros grupos, dice Ameghino, por « su mogote ocular dirigido hacia adelante y alejado de la corona ». El *Cervus ensenadensis* Amegh. 1888 viene a ubicarse en ese género por presentar un mogote ocular horizontal (?) a 9-10 centímetros de la base, como *C. fragilis* Amegh. 1888; diferenciándose ambos por su respectivo tamaño, por caracteres de los cuernos precedentemente indicados, y además por su diversa posición cronológica en el pampeano (lám. I, figs. 3 y 7). A *C. avius*, más antiguo, puesto que procede de Monte Hermoso, Ameghino lo identifica a la vez con las tres especies que Moreno señalara del mismo lugar; esa identificación no deja de ser hipotética, puesto que el material de Moreno es incompletamente descrito y dos de sus formas están basadas exclusivamente en huesos de las extremidades. *C. avius* pertenecería al género *Paraceros* por la forma cilíndrico-aplastada de sus cuernos, limitados a trozos tan exigüos, que por esa sola consideración podría atribuírselos al género vecino *Cervus*. En cuanto a la nueva especie, *Paraceros vulneratus*, su autor la funda en un cuerno incompleto de Luján; muestra una corona casi circular, una rama principal surcada, cilíndrico-aplastada en las bifurcaciones y una primera ramificación sencilla, achatada, de dirección ántero-superior, que nace a unos diez centímetros de la base; por el tamaño de esa pieza, Ameghino considera a la especie como de talla intermediaria entre *Paraceros ensenadensis* y *Paraceros fragilis* (fig. 1, n° 5).

3. El tercer género nuevo, *Antifer*, corresponde al grupo E, de 1888 (*Cervus ultra* Amegh.). A los caracteres ya indicados como diferenciales para el grupo: cuernos muy grandes, aplastados en todo su largo, cóncavo-convexos, acanalado-tubérculo-rugosos, muy anchos en las bifurca-

ciones, con aspecto de reno o Megaceros, Ameghino agrega: « con las ramificaciones colocadas en un mismo lado » (lám. I, fig. 8).

4. El género *Cervus*, propiamente dicho, se diferencia de *Paraceros* y de *Antifer* por su cuernos largos, cilíndrico-aplastados, unilateralmente ramificados, y ante todo, por la dirección ántero-superior y la posición del mogote ocular basal, que nace inmediatamente arriba de la corona (caracteres, sin embargo, que deben ser considerados como de valor muy relativo, pues las piezas típicas de las especies no los confirman) (lám. I, figs. 4, 5 y 10). Así delimitado por Ameghino, el género *Cervus* viene a corresponder al tercer grupo del cuadro de 1888, que comprendía los *C. brachyceros*, *lujanensis* y *palaeoplatensis*, descritos en la misma ocasión, pero cree deber agregar a ese grupo dos especies: el *C. tuberculatus* Gerv. & Amegh. 1880, cuya ubicación forzosamente ha de ser dudosa por no conocerse sino por sus dientes molares superiores, y una nueva forma, *C. latus* (fig. 1, n° 4), conocida por la « parte inferior de un cuerno con un mogote ocular, y dos ramificaciones que nacen de la rama principal acañalada, la primera muy cerca de la corona y la segunda, encorvada, más arriba ». Según Ameghino, la especie *C. tapalquenensis* Moreno 1888, es sinónima de *Cervus brachyceros* Gerv. & Amegh.

5. *Blastocerus* comprende tres formas fósiles: *Bl. azpeitianus* (Amegh. 1888), *Bl. campestris foss.* (lám. I, figs. 2 y 9) y *Bl. paludosus foss.*; y de los otros géneros se distingue por sus cuernos cortos, poco aplastados, casi rectos, con ramificaciones a ambos lados y con mogote ocular colocado bastante arriba, más o menos a un tercio de su altura. *Blastocerus azpeitianus* (*Cervus azpeitianus* Amegh. 1888) se asemeja al *Bl. paludosus*, pero difiere de él y del *campestris* esencialmente por el aspecto de sus cuernos lisos, levemente acañalados y desprovistos de verrugas, por la dirección de la primera ramificación, horizontal (?) y por el especial achatamiento de las bifurcaciones.

6-7. *Furcifer* está representado por las dos especies del grupo D, los *C. sulcatus* y *C. seleniticus* (lám. I, figs. 1 y 6), además de la forma *F. bi-*

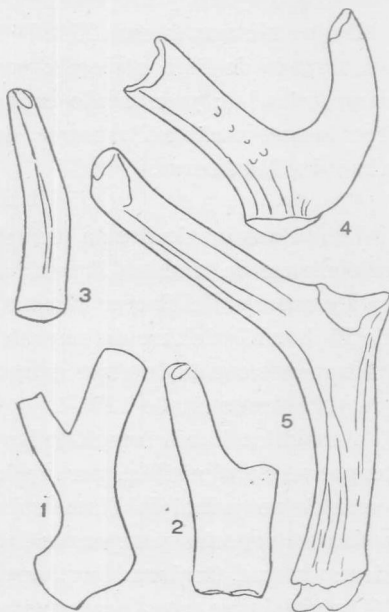


Fig. 1. — 1, Cornamentas de *Cervus brachyceros* Gerv. y Amegh. (molde); 2 y 3, *Cervus avius*; 4, *Cervus latus*; 5, *Cervus vulneratus* (según Amegh. 1889).

*sulcus fossilis*, que según Ameghino admitiría como sinónimo a la especie descrita en 1883 por Branco como *C. aff. chilensis*. Inútil es insistir sobre los caracteres específicos de esas formas, enumeradas más arriba. Tampoco merecen mayor atención las especies subfósiles (*Coassus rufus*, *C. rufinus*, *C. nemorivagus*) y fósiles (*C. mesolithicus* Amegh. 1880), que constituyen el género *Coassus*.

A esta reseña sistemática de los Cérvidos fósiles sudamericanos, que he compendiado en lo posible, Florentino Ameghino agrega consideraciones geológicas y filogenéticas que examinaremos en otro lugar.

De las mismas formas Zittel <sup>1</sup> hace una ligera enumeración en su célebre tratado de Paleontología; pero las considera como insuficientemente caracterizadas; y en modo especial los géneros *Antifer* y *Epieuryceros*. Por lo que atañe a *Paraceros*, en opinión de Zittel no es sino un sinónimo de *Blastocerus*.

Las piezas originales de Ameghino forman parte, en su mayoría, de las colecciones de nuestro Museo; a la vez que otras descubiertas por los colaboradores del doctor Moreno, fueron las mismas que permitieron a sir Richard Lydekker de emprender la revisión de los Cérvidos que, conjuntamente con la de otros grupos de Ungulados, hizo conocer por nuestros *Anales* en el año 1893 <sup>2</sup>.

Ameghino había repartido los restos de nuestros ciervos fósiles en el mayor número posible, por decir así, de especies y géneros: Lydekker parte de un principio diametralmente opuesto y afirma ante todo que todas las especies pampeanas deben ser incluídas dentro del género americano actual *Cariacus* Cuv., cuyas formas más típicas, norteamericanas (*C. virginianus*, etc.), caracterizadas por un mogote vertical recto que nace de la cara interna de la rama principal (mogote subbasal), serían aparentemente ajenas a nuestra fauna fósil.

Las siete especies que Lydekker tiene por válidas, son las siguientes:

1. *Cariacus brachyceros* (Gerv. & Amegh.): el autor la considera como una especie enteramente peculiar; por sus cuernos muy desarrollados, achatados, desprovistos de ramificación basal interna, parécete alejarse de toda otra especie viviente. No obstante su gran desarrollo, la rama principal es considerada por Lydekker como rama posterior comparable a la de *Cariacus*; de ella, cubierta por numerosos tubérculos, que con los años irían desapareciendo, y probablemente dicotómica en su vértice,

<sup>1</sup> C. VON ZITTEL, *Traité de Paléontologie, Paléozoologie*, tomo IV, páginas 400-405, París, 1894.

<sup>2</sup> R. LYDEKKER, *A study of the extinct Ungulates of Argentine* (Estudios sobre los Ungulados extinguidos de la Argentina), en *Paleontologia Argentina*, II, páginas 74-82, planchas XXIX-XXXI. *Anales del Museo de La Plata*, La Plata, 1893.

nacen dos ramificaciones sencillas, en el ejemplar típico. La rama anterior normalmente sería dicotómica, como la posterior; pero con la edad, una y otra se muestran más ramificadas, especialmente la posterior, en cuyo estadio final se cuenta hasta ocho o nueve puntas o mogotes — de las cuales la inferior por sí sola suele ser doble y hasta triple — y dos bifurcaciones (*forks*) terminalmente ramificadas. El *Cervus lujanensis* de Ameghino no sería sino la forma joven de la misma especie; el *C. palaeoplatensis*, una simple anomalía (lám. II, figs. 1 y 4).

2. *Cariacus fragilis* (Amegh.) es una especie, según Lydekker, bien caracterizada por la forma cilíndrica de sus cuernos; posiblemente aliada a *Cariacus campestris*, representa un tipo más evolucionado. En ella, también interpreta Lydekker la rama posterior o principal y el mogote ocular que describe Ameghino, como dos ramificaciones nacidas a ángulo recto de la bifurcación subbasal: subdividiéndose nuevamente la rama posterior, y ramificándose dicotómicamente la respectiva *hinder-tine*, resultaría en conjunto, en esa especie, un cuerno de cinco mogotes (lám. II, fig. 5).

3. *Cariacus ultra* (Amegh.) (lám. I, fig. 8) admite en su sinonimia a *Epiuryceros truncus* Amegh. Sería una forma fósil suficientemente caracterizada por sus cuernos de gran tamaño y muy achatados, aunque vecina de *Cariacus paludosus*. El trozo de cuerno que sirve de tipo a *C. ultra* no es, en opinión de Lydekker, sino la porción superior a la bifurcación principal del mismo; la rama anterior, ausente, habría sido sencilla y la posterior se habría subdividido dicotómicamente. En cambio, el trozo de asta que caracteriza a *Ep. truncus* resultaría ser la porción inferior a la misma bifurcación subbasal; de ella quedarían los rastros de las dos ramas resultantes, y habría sido mucho más próxima a la base que en *Cervus paludosus*.

4. *Cariacus azpeitianus* (Amegh.) es especie igualmente aliada con *C. paludosus*; diferénciase de él por ser la bifurcación principal de los cuernos, más alejada de la base, y las dos ramificaciones secundarias de la rama posterior diversamente inclinadas que en la especie viviente (lám. I, fig. 9).

5. *Cariacus seleniticus* (Amegh.), al que parece equivaler *C. sulcatus*, es vecino del *C. chilensis* viviente; pero de él se distingue por sus cuernos mayores en tamaño y diversamente configurados, especialmente en lo que se refiere a la bifurcación, formando aquí la rama anterior un ángulo recto con la posterior (lám. I, fig. 6).

6. *Cariacus paludosus foss.* está representado por diverso material; de él no se puede separar específicamente el *Paraceros ensenadensis* (sería una variedad de cuernos menos rugosos).

7. *Cariacus campestris fossilis*: no difiere del ciervo actual.

En 1894, al criticar toda la obra realizada por Lydekker en su breve

estada en la Argentina, Ameghino <sup>1</sup> dedica unas cuantas páginas al capítulo de los Cérvidos. No da mayor importancia a la unificación genérica de todas las especies fósiles argentinas, pues su ubicación común dentro del género *Cariacus* «es una sencilla cuestión de apreciación de los caracteres que no merece discusión»; pero, en cambio, se opone tenazmente a la identificación que de sus diversas especies había hecho el célebre paleontólogo británico; únicamente aceptaría la equivalencia de *Furcifer sulcatus* con *F. seleniticus*. Veamos los argumentos de Ameghino:

a) *Cervus lujanensis* en su opinión no puede ser forma juvenil de *C. brachyceros*: de él bien se distingue por su rama ocular sencilla, por la colocación de las dos ramas anteriores más alejadas una de otra, por la diversa curvatura de la rama principal y por el aspecto verrucoso de la misma. Tampoco se puede, según Ameghino, identificar *C. palaeoplatensis* con *brachyceros* o *lujanensis*, pues de ambos a la vez se separa por los cuernos, no ya verrucosos, sino adornados por leves surcos longitudinales;

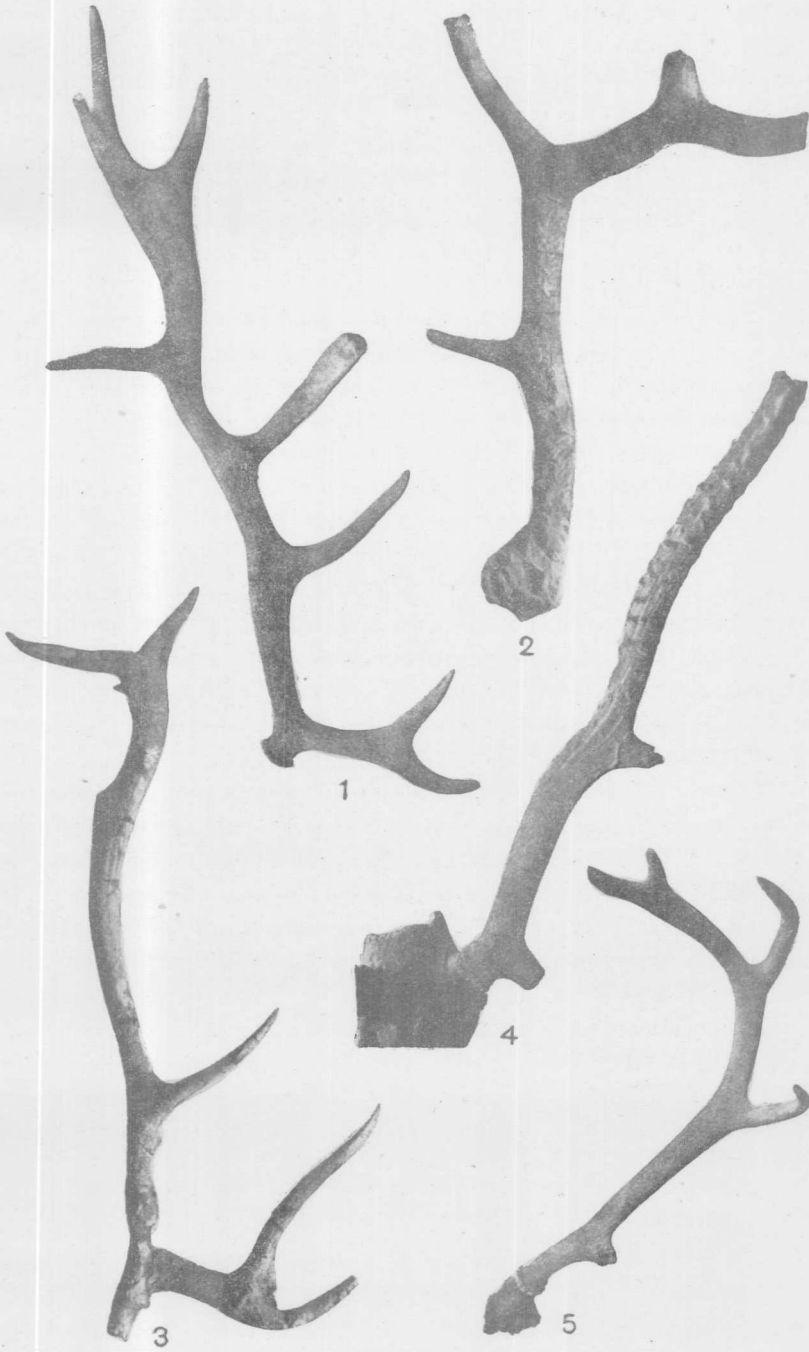
b) Nuestro paleontólogo admite que *Cervus (Paraceros) ensenadensis* presente mucha semejanza con *Cariacus paludosus*; pero sus cuernos son más robustos, más achatados, y, sobre todo, procede esa especie de un piso geológico (pampeano inferior) en que todas las formas fósiles son diferentes de las modernas, y en donde *Cariacus paludosus* y *campestris* son justamente ausentes;

c) *Epieuryceros truncus*, fundado en una pieza muy incompleta, demuestra sin embargo ser «una forma de Cérvido muy diferente de todas las conocidas»: erróneo es considerar la pieza original como la base del cuerno de *Cariacus ultra*; presenta una rama principal perfectamente recta, que, terminando por una daga o una bifurcación (?), nunca pudo tomar la forma del cuerno de *Antifer*, por el rápido adelgazamiento de la parte superior rota y del borde posterior.

No obstante las otras concesiones que hace a la opinión de Lydekker, posteriormente, en la breve reseña sistemática que escribió para el *Segundo Censo*, Florentino Ameghino <sup>2</sup> cita, como representando en la Argentina la familia de los Cérvidos, a los siguientes géneros y especies fósiles:

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Sur les Ongulés fossiles de l'Argentine. Examen critique de l'ouvrage de M. R. Lydekker etc., Cervidae*, en *Revista del Jardín zoológico*, tomo II, páginas 292-94 y 296, Buenos Aires, 1894.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *Sinopsis geológico-paleontológica*, en *Segundo censo de la República Argentina* (1895), tomo I (Territorio), 3ª parte, páginas 167-171, Buenos Aires, 1898.



Cornamentas típicas de: 1, *Morenelaphus Lydekkeri* Car. (= *Cariacus brachyceros* Lydekk.); 2, *Pampaeocervus platensis* Car.; 3, *Morenelaphus Rothi* Car.; 4, *Morenelaphus pseudoplatensis* Car. (= *Cariacus brachyceros* juv. Lydekk.); 5, *Morenelaphus fragilis* (Amegh.).

*Coassus* Gray, con cuernos simples en forma de daga: *rufus*, *mesolithicus*, *nemorivagus*, todos del postpampeano.

*Cervus* L., cuernos con un mogote ocular anterior basal, muy ramificados en *brachyceros*, menos en *lujanensis*, ambos del pampeano superior.

*Paraceros* Amegh.: cuernos largos, poco ramificados, con mogote ocular anterior colocado muy arriba de la base: *ensenadensis*, de gran talla; *fragilis*, con cuernos delgados y muy largos; *vulneratus*, *avius*, imperfectamente conocidos. Se extienden desde el hermosense hasta el pampeano superior lacustre.

*Ozotoceros* Amegh. nom. nov. por *Blastocerus*: *campestris* y *azpeitianus*, éste más grácil, del pampeano superior lacustre.

*Antifer* Amegh. de talla gigantesca y con cuernos excesivamente ensanchados y palmeados: *ultra*, propio del pampeano superior.

*Furcifer* Gray: *sulcatus* y *seleniticus*, ambos del pampeano superior.

*Epieuryceros* Amegh.: con cuernos simples, muy cortos, rectos, achatados y sumamente anchos, que indican una talla considerable: *truncus*, del pampeano inferior.

En unas breves *Notas sobre mamíferos fósiles del valle de Tarija*, agrega Ameghino en 1902<sup>1</sup>, a este elenco, dos nuevas especies pampeanas y reedita la antigua forma *Cervus tuberculatus* Gerv. & Ameg., caracterizada por sus molares superiores que, cuando gastados, «presentan un aspecto más complicado que en la mayoría de los ciervos conocidos». Una de las especies nuevas es el *Hippocamelus (Furcifer) incognitus*, aliado del huemul, pero de talla más pequeña y cuyas muelas inferiores, reducidas y muy comprimidas, son provistas de uno o dos tubérculos interlobulares; su tercer lóbulo es también proporcionalmente mucho más grande que en la especie viviente. La otra especie nueva la representa un gran ciervo, el *Cervus percultus* (subgénero indefinido), de talla comparable a *Blastocerus paludosus*, conocido solamente por sus muelas superiores: en ellas la corona es relativamente alta, la cara externa es deprimida y con aristas poco marcadas, y el esmalte es arrugado verticalmente: además «la punta posterior del lóbulo semilunar ántero-interno es dilatada en forma de estribo transversal».

Con posterioridad, el doctor Ameghino no ha vuelto a ocuparse de los Cérvidos, salvo para describir una especie dudosa de *Mazama (M. sp. ? nemorivaga* Cuv.), representada por un trozo de maxilar superior con molares de leche procedente de las cavernas de Yporanga (Brasil)<sup>2</sup>. Puede

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija*, en *Anales del Museo nacional de Buenos Aires*, serie 3ª, tomo I, página 250, lámina III, figuras 16-17, Buenos Aires, 1902.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos de las grutas calcáreas de Iporanga, estado de São Paulo*, en *Revista do Museu Paulista*, tomo VII, página 62, 1907.

decirse que sus ideas taxonómicas respecto del grupo de los Cérvidos fósiles argentinos se hallan condensadas, aunque algo modificadas en cuanto a la nomenclatura genérica, en el *Catálogo de los mamíferos actuales y fósiles* y respectivo *Suplemento*, publicados por Trouessart en los años 1898 y 1904 <sup>1</sup>. De ellos, extraigo el siguiente cuadro de las especies fósiles sudamericanas:

*Blastocerus azpeitianus* Amegh., *entrerianus* Brav., *brachyceros* Gerv. & Amegh.

*Antifer ultra* Amegh.

*Epieuryceros truncus* Amegh.

*Hippocamelus seleniticus* Amegh. (= *sulcatus* Amegh.), *bisulcus* Mol.

*Mazama mesolithica* Amegh.

*Odocoileus* (*Paraceros*) *ensenadensis* Amegh., *fragilis* Amegh., *avius* Amegh., *vulneratus* Amegh.

*Odocoileus* (*Odocoileus*) *hujanensis* Amegh., *latus* Amegh., *palaeoplatensis* Amegh., *tuberculatus* Gerv. & Amegh., ? *dubius* Gerv. & Amegh., *argentinus* Gerv. & Amegh. <sup>2</sup>, *percultus* Amegh., *chimborassi* Wolf, *riobambensis* Wolf.

Desde la aparición de esta recopilación sistemática de Trouessart se han publicado por otros autores algunos trabajos interesantes.

En el tomo XI de esta misma Revista el doctor Santiago Roth <sup>3</sup> describió una nueva especie de ciervo, el *Cervus* (*Coassus*) *entrerrianus* Roth, nec Bravard; la representa un solo molar superior, que en cuanto a forma y tamaño se asemeja a los de *Coassus nemorivagus*, pero de ellos se distingue por el «menor desarrollo de los estilos labiales y de las aristas medias de los lóbulos, por la falta de púa en la fosa lobular interna y por la existencia de un tubérculo en la cara labial». Roth cree que esta especie «miocena» bien pudiera pertenecer a un género desconocido de Cérvidos.

En 1906 Winge <sup>4</sup> dió la descripción de numeros restos fósiles de ciervos de las cavernas de Lagoa Santa (colecciones de Lund), los cuales clasifica como *Subulo campestris*, *paludosus*, *simplicicornis* y *rufus*; respecto

<sup>1</sup> E. L. TROUESSART, *Catalogus mamemalium tam viventium quam fossilium*, tomo II, página 691, et appendix, página 1350, Berlin, 1898-99; ídem, *Supplementum quinquennale anno 1904*, páginas 690-708, Berlín, 1904.

<sup>2</sup> Corresponde al número 191, *Antilope argentina*, basada en la extremidad de un cuerno «perteneciente sin duda a un antilope» según los autores.

<sup>3</sup> S. ROTH, *Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del cretáceo superior y terciario inferior de la Patagonia*. (Apéndice), en *Revista del Museo de La Plata*, tomo XI, página 158, 1904.

<sup>4</sup> H. WINGE, *Jordfundne og nulevende Hordyr (Ungulata) fra Lagoa Santa*, in *E. Museo Lund*, III (1), Kopenhague, 1906.

de la especie *C. percultus* Amegh. parece considerarla como distinta de *C. paludosus*.

Un criterio enteramente distinto del de Ameghino y de la mayoría de los paleontólogos ha seguido observando Lydekker <sup>1</sup> en su obra de 1898 sobre los ciervos actuales. Allí ubica todas las formas fósiles sudamericanas en el género *Mazama* Gray (*sensu lato*), que considera como sinónimo de *Cariacus*. En las páginas que dedica a las respectivas formas extinguidas, da cuenta de cuatro especies fósiles argentinas:

1. *Mazama brachyceros* (Gerv. & Amegh.) ( lám. II, fig. 1), que siempre admite como sinonímicas las formas *lujanensis* y *palaeoplatensis* de Ameghino. Se caracteriza así: cuernos muy grandes, en los que la ramificación posterior que nace de la bifurcación principal excede en mucho a la anterior, tanto en longitud como en complejidad; de ello resultaría la confusa dicotomía. En las cornamentas adultas de *brachyceros*, la ramificación anterior (inferior) es sencillamente bifurcada: en cambio la posterior se subdivide en no menos de seis mogotes, todos ellos, a excepción de uno, colocados en su borde anterior. En general, el cuerno es muy achatado y su bifurcación principal se produce a corta distancia de la base.

Lydekker considera este tipo de cornamenta como mucho más complicado que el *C. paludosus* y como una indicación de que la forma simétricamente dicotómica sería un carácter de no mayor importancia.

2. *Mazama ultra* (Amegh.) ( lám. I, fig. 8), como la anterior, aliada de *Mazama paludosa*, es de tamaño considerablemente mayor. Sus cuernos, mucho más achatados, se subdividen dicotómicamente en el modo usual: la ramificación anterior es sencilla; en cambio la posterior da origen a otra bifurcación que termina en un *hinder-tine* subdividido. Lydekker sigue creyendo, respecto del fragmento tipo de *Epieuryceros truncus*, que sea meramente la porción basal de un cuerno de individuo muy viejo de *M. ultra*; esta especie, si así fuera, se diferenciaría de *M. paludosa*, por la mayor proximidad de su bifurcación principal con la base.

3. *Mazama fragilis* (Amegh.) ( lám. II, fig. 5), posiblemente aliada de la otra especie actual, *M. campestris*, se separa de ella por sus cornamentas mucho más complejas: son cilíndricas, bifurcadas en ángulo obtuso a cierta distancia de la base, y constituidas por dos ramificaciones, anterior y posterior, aquélla al parecer sencilla, la última mucho más desarrollada y ramificada en modo dicotómico hasta formar en total cinco mogotes.

4. *Mazama selenitica* (*senelitica*, sic) (= *F. sulcatus* Amegh.) demuestra ser muy vecina de los representantes actuales del grupo fureciferino, pero sus astas son más grandes y se bifurcan a ángulo recto en dos ra-

<sup>1</sup> LYDEKKER, *Deer of all Lands*, página 291 y siguientes, London, 1898.

mas, encorvándose la anterior hacia arriba y hacia adelante (lám. I, fig. 6); de la posterior, quebrada en la base, nada se puede decir. Vecina especie es *Mazama chilensis (antisensis)*, que ha dejado restos fósiles en el Ecuador.

En su obra póstuma sobre los Ungulados (1915), Lydekker <sup>1</sup> anota entre los sinónimos de *Blastocerus* Sund. a los géneros creados por Ameghino, *Paraceros*, *Antifer* y *Epieuryceros*, sin otro comentario.

Careciendo de la bibliografía indispensable (las obras, ya antiguas, de Leidy, Cope y sus sucesores), no me es posible seguir para los ciervos del continente boreal como para el austral la evolución de los descubrimientos de las formas fósiles y dar una completa reseña de ellas. Trouessart en sus catálogos ha compilado una lista de las especies boreales extinguidas, y a su obra remito al lector. Básteme hacer notar al respecto la relativa pobreza de restos de Cérvidos en el terciario superior de Norte América, que hace que la gran mayoría de las especies fósiles sean fundadas en restos esqueléticos, dientes sueltos y trozos de cornamentas.

Como síntesis se puede consultar la clásica obra de Osborn, *The age of mammals* <sup>2</sup>, que en distintos capítulos da cuenta de restos de *Odocoileus*, o de un posible antecesor pliocénico, y de *Cervus*, *Alces* y *Cervalces* pleistocénicos. Tendremos ocasión de volver sobre este argumento al considerar la aparición cronológica de nuestros propios Cérvidos.

<sup>1</sup> R. LYDEKKER, *Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum* (N. H.), IV, página 186, London, 1915.

En su obra de 1906, *Les formations sédimentaires* (p. 344), sólo presenta una enumeración cronológica de géneros reducida a *Paraceros*, *Epieuryceros*, *Antifer*, *Odocoileus*, *Hippocamelus* y *Mazama*. De ella se podría deducir, pues, que entonces Ameghino también consideraba a *Cervus* y *Blastocerus* como sinónimos de *Odocoileus*. No ha dado nunca ninguna noticia al respecto.

Acaba de llegar a mis manos la obra de revisión sobre los mamíferos fósiles de Tarija, que han compilado los paleontólogos franceses M. Boule y A. Thévenin por cuenta de la misión científica dirigida por Créqui de Monfort et Sénéchal de la Grange. En un muy corto capítulo que aquellos autores dedican a los *Cervidae* (pág. 168-171), se limitan a citar como representados en el pampeano y cavernas del Brasil los géneros actuales *Coassus* (*Mazama*), *Pudu*, *Furcifer* (*Hippocamelus*), *Blastocerus* y *Odocoileus*, mencionando como mal definidas o próximas de las vivientes, las especies que Ameghino señalara para aquella localidad en 1902: *Hippocamelus incognitus*, *Cervus tuberculatus* y *C. percultus*. Sigue un corto capítulo sobre la historia paleontológica de los ciervos sudamericanos a base de la obra de Matthew.

En un reciente trabajo relativo a los estratos de Miramar (1920), el doctor J. Frenguelli hace mención en el preensenadense (chapalmalense) de una especie de *Cervus* (*Paraceros*?), representada por un fragmento de mandíbula con un molar.

<sup>2</sup> F. OSBORN, *The age of mammals in Europa, Asia and North-America*, New York, 1910.

En resumen, nos encontramos, en cuanto a los Cérvidos fósiles del Nuevo Mundo, con un sinnúmero de especies, en gran parte mal definidas, que es preciso referir a sus géneros propios. En 1885, Lydekker declaraba que este problema entrañaba una dificultad considerable, especialmente cuando se trata de los Cérvidos, limitados de ordinario, cuando extinguidos, a dientes aislados y a cornamentas más o menos completas.

Lydekker y Ameghino resolvieron el punto en un modo contradictorio: éste, creando una buena serie de nuevos géneros y especies; aquél, reduciendo las formas descritas precedentemente a un único género y a algunas especies afines de las actuales.

Probablemente la verdad es equidistante entre ambos extremos. Para llegar a ella, necesitamos examinar la evolución de la familia; su parentesco con las familias afines, los diferentes criterios taxonómicos que han guiado a los mamalogos para repartir los numerosos ciervos actuales en unos pocos grupos principales. Comenzaremos por una breve revisión de los caracteres de los Cérvidos en general, luego los estudiaremos en su taxonomía.

## II

### Cervidae y familias afines

Los Traguloideos, dentro del superorden de los *Artiodactyla Selenodontia* aparecen como un grupo de los más homogéneos entre los Ungulados; las familias que lo constituyen, tanto por su probable común origen, como por su convergente evolución, son tan próximas una de otra que sus límites mutuos responden en general a la opinión personal de cada autor. Y especialmente, la delimitación de los Cérvidos con los *Tragulidae* es tan imprecisa que ya uno, ya otro de sus grupos secundarios se suele adjudicar sistemáticamente a entrambas familias, si, para salvar la dificultad, no se recurre a elevarlos a la categoría de familias propias.

En general, sin embargo, hoy en día los autores consideran a los *Traguloidea* como representados por tres familias típicas: *Cervidae*, *Tragulidae* e *Hypertragulidae*. La primera con abundantes especies vivientes, la segunda con un solo género actual y la tercera completamente extinguida desde el plioceno.

Antes de emprender la revisión taxonómica de los *Cervidae*, creo conveniente fijar sus caracteres esenciales.

Los *Cervidae* habrían hecho su aparición quizá ya en el oligoceno, más seguramente en el mioceno inferior, de Eurasia; algo más recientemente en América. Desde entonces el *phylum* ha producido numerosísi-

mas formas, buena parte desaparecidas, muchas aún vivientes. Durante esta larga evolución, sin duda los caracteres propios de la serie se han ido fundiendo con caracteres de pura adaptación, inevitablemente adquiridos por las migraciones intercontinentales. Este hecho, que por lo demás es común a todas las ramas de mamíferos, explica las largas diagnósis con que los mamálogos suelen caracterizar la familia en sus rasgos actuales; las abreviaremos reduciéndolas a los caracteres osteológicos esenciales, o sea a los que interesan la morfología del cráneo, el sistema dentario y las extremidades.

*Cráneo.* — Es notable el cráneo de los Cérvidos, sobre todo en las formas más modernas, por el peculiar desarrollo de ciertos elementos óseos: lacrimal, nasal, vómer, entre otros; y principalmente por la existencia de los cuernos sólidos que adornan el frontal, en el cual se insertan por un pedículo o *processus frontalis*. Estos cuernos, deciduos (*epochocerata*), cuyo desarrollo progresivo se puede seguir a través de las épocas geológicas, son aún hoy sumamente sujetos a variación, no solamente en cuanto al desarrollo en el individuo (masculino siempre, salvo *Rangifer*), en el cual se van complicando con los años, sino también para cada especie.

Entre los huesos de la cara, llama la atención la región del hueso lacrimal por el desarrollo excesivo de la *fossa lacrymalis* en donde desemboca el canal respectivo por dos forámenes generalmente situados en el propio margen del hueso. Otra particularidad de la misma región lo es la extraordinaria extensión que suele tomar la *fossa o vacío suborbital* (*lachrymal pit*, *Ethmoidallücke*), limitada por lacrimal, nasal y maxilar, que comunica con la cavidad nasal, y en vida está cubierta por una sencilla membrana.

Igualmente interesantes son las relaciones de las nasales con los premaxilares en las diversas especies pues la articulación entre ambos no es constante. Pero sobre todo lo es el grado de osificación que presenta el vómer, que en un grupo de géneros divide, en otros no, los *choanae* posteriores en dos cámaras distintas.

*Sistema dentario.* — Los Cérvidos responden a la fórmula  $i \frac{0}{3} c \frac{1-0}{1}$   
 $p \frac{3}{3} m \frac{3}{3}$ . Como todos los rumiantes, carecen de incisivos superiores, a veces también de los mismos caninos: éstos, regularmente ausentes en los individuos femeninos, pueden adquirir en los ♂ (especies primitivas), dimensiones tales que semejan grandes defensas encorvadas; en cambio, los caninos inferiores son siempre incisiviformes. En cuanto a los molares, selenodontes, son por lo común braquiodontes; pero con tendencia marcada hacia la hipselodontia (braqui-hipselodontes) en ciertos casos; además de un esmalte arrugado, suele caracterizarlos la presencia de

una pequeña columna accesoria (*Basalpfleiler*), colocada en la cara labial o lingual de las respectivas muelas inferiores o superiores. En los géneros más recientes ha desaparecido el primer premolar inferior. Las formas antiguas se han caracterizado por la existencia, en el molar, de un pliegue especial, la *Palaeomeryxfalte*, inexistente ya en las formas pliocenas.

*Extremidades.* — Se señalan en la familia por interesantes ejemplos de soldadura y reducción adaptativa de los elementos esqueléticos. Proximalmente, la ulna se coosifica con el radio y la fibula se reduce a un sencillo hueso maleolar que se fusiona más o menos con la extremidad inferior de la tibia. En el carpo y tarso, son normales en todas las especies la fusión del *os magnum* con el *trapezoideum* y la del *naviculare* con el *cuboideum*; menos frecuente, excepcional, la de éstos con el *unciforme*; en los metapodios anterior y posterior, los dos huesos medianos (III-IV) se sueldan en todo su largo (*cannon-bone*) reduciéndose simultáneamente los laterales (II-V), y dedos respectivos. Este último proceso de reducción es desigual en metacarpos y metatarsos: mientras que éstos han conservado por lo regular su entera longitud, aquéllos quedan limitados en las diferentes especies y géneros, ya sea a su porción proximal (plesiometacarpia), ya sea a su porción distal (telemetacarpia).

En las especies vivientes se ha dado importancia taxonómica a la presencia o ausencia de determinadas glándulas tarso-metatarsales y mechones de pelos, como lo veremos más adelante.

La mayoría de los caracteres apuntados, y de otros en que no insisto por exclusivos de las formas actuales, son, como se puede suponer desde luego, sumamente variables. Esto ha permitido a zoólogos y paleontólogos desmembrar la familia cervidea en varios subgrupos (*Moschinae*, *Cervulinae*, *Cervinae*, *Gelocinae*, *Protoceratinae*...), algunos considerados, como ya lo dije antes, como verdaderas familias y excluidos, por lo tanto, de la serie principal.

Los *Cervulinae* que se tienen hoy por equivalentes en evolución a los + *Palaeomerycinae* del mio-plioceno de Europa y Asia (*Amphitragulus*, *Palaeomeryx*, *Dicroceros*, *Cervavus*), son representados por uno que otro género arctogeos (*Cervulus*, *Elaphodus*) que los zoólogos agregan por lo común a los *Cervinae*; sin embargo, de ellos se diferencian por el exiguo o nulo desarrollo de sus cuernos, a lo más dicotómicos, por su inserción en largos pedículos (tipo «dicrocerino»), por la transformación en defensas de sus caninos superiores, por la normalidad de la articulación premaxilo-nasal; en síntesis, por una serie de caracteres primitivos que permiten mirar a los *Cervulinae sensu lato* como probables antecesores de los modernos Ciervos del hemisferio oriental. En común con ellos tienen la plesiometacarpia (metapodios laterales anteriores exclusivamente) y la incompleta osificación del hueso vomeriano.

Los *Cervinae* comprenden todas las formas más evolucionadas de la familia (+ *Procervus*, *Capreolus*, *Elaphus*, + *Megaceros*).—Se distinguen morfológicamente de los Cervulinos y otros subgrupos por la presencia de cuernos en general muy complejos en estructura; por la existencia de fosas lacrimal y suborbital, ambas bien desarrolladas; por la duplicación del foramen lacrimal; y por la avanzada reducción de los caninos superiores de los ♂, la cual puede ser hasta total. Otros caracteres, pero menos precisos por su variabilidad, son el relativo desarrollo de la rama ascendente del premaxilar y el del nasal (articulan o no entre sí); la reducción adaptativa de los huesos de los metapodios, ya plesio, ya telemetacarpeos; la fusión de los huesecillos tarsales; y la osificación completa o incompleta de la lámina vertical del vómer. Estos extremos de variación han sido utilizados muy diversamente por los mamálogos para la distribución taxonómica de los *Cervinae*; lo veremos en detalle más adelante.

Los *Moschidae*, a que se atribuye representantes muy antiguos (¿oligocenos?) y un único sobreviviente arctogeo, *Moschus moschiferus* L., carecen de cuernos; igualmente carecen de la glándula preorbitaria característica de los verdaderos ciervos, y también del vacío suborbital respectivo; a la vez, su canal lacrimal queda reducido a un solo orificio. Los caninos superiores forman grandes defensas; el intermaxilar articula perfectamente con el correspondiente hueso nasal. A todos estos caracteres primitivos se contrapone la reducción avanzada de los metacarpos y metatarsos laterales, limitados a sus apófisis distales (telemetacarpia-telemetatarsia) que, sin embargo, soportan dedos de tamaño normal.

Los *Gelocidae* (o *Gelocinae*) quedan reducidos en la actualidad a un solo género, *Gelocus*, que se puede seguir en Eurasia hasta el oligoceno o eoceno superior. Este pequeño grupo es, sin embargo, sumamente interesante, pues sus caracteres osteológicos propios le hacen intermedio entre los *Cervidae* y *Tragulidae*, familias con que se le suele reunir alternativamente; por las íntimas semejanzas que con ellas demuestra, tanto en su sistema dentario como en sus metapodios, Stehlin ha mirado a los *Gelocinae* como estrechamente relacionados con los ciervos europeos, y Schlosser los tenía hasta por sus directos antecesores filogenéticos. Fundándose en la ausencia de los cuernos, los zoólogos acercan más bien *Gelocus* a los *Tragulidae*. Una peculiaridad de esta pequeña familia es la reducción *sui generis* de los metacarpos laterales, a la vez plesio- y telemetacarpeos.

Los *Tragulidae* carecen de cuernos; pero su fórmula dentaria

$$\left( i \frac{0}{3} c \frac{1}{1} p \frac{4.3}{4.3} m \frac{3}{3} \right)$$

y la morfología de sus metapodios indican, sino un parentesco, una evolución paralela con la de los *Cervidae* en general. Como a éstos, fáltanles los

incisivos superiores y los caninos son especializados, los superiores como grandes defensas, los inferiores como incisivos. Si los primeros premolares no han desaparecido aún completamente en todos los géneros vivientes, suelen faltar en aquellos tipos más progresivos; los otros premolares, alargados, comprimidos lateralmente, están reducidos a coronas cortantes; salvo el Pm 4, los molares son cuadrítuberculares, y en los superiores hay un fuerte *cingulum* basal. En los metapodios es visible la misma influencia adaptativa que en los *Cervidae*; los medianos son mucho más robustos que los colaterales, y muestran tendencia a fusionarse en un solo *cannon-bone* — en ciertos géneros son separados, en otros se sueldan, — mientras que los últimos se van paulatinamente reduciendo. En los más antiguos Tragúlidos que se conocen para el oligoceno en Europa ( $\dagger$  *Cryptomeryx*), todos los metapodios son aún completos, pero desde el mioceno superior y plioceno, con el género  $\dagger$  *Dorcatherium*, aparecen soldados los metatarsos centrales (III-IV), quedando los metacarpos libres. Los huesecillos carpales y tarsales muestran las mismas características que en los *Cervidae* en cuanto a relaciones mutuas: se sueldan, especialmente el cuboideo y navicular, y luego los cuneiformes. Un carácter aberrante sería el de la ulna, que se comporta diversamente que en los Cérvidos: en los *Tragulidae* nunca se suelda con el radio (*Tragulus*).

Los *Hypertragulidae* americanos son muy vecinos de los Tragúlidos eurasiáticos; tan vecinos, que en otra época se ha creído que éstos hubieran llegado al nuevo continente durante el neogeno. Hoy se ha desechado este origen migratorio reciente para los *Hypertragulidae* y se les considera como una familia esencial y exclusivamente norteamericana — algunos opinan hasta que autóctona, otros lo discuten, — representada desde el eoceno superior u oligoceno inferior por tres o cuatro *phyla*, uno de los cuales sería, en opinión de Osborn, Matthew, etc., el tronco de origen de los Cérvidos actuales de Norte y Sud América.

Los primeros Hipertragúlidos carecen de cuernos ( $\dagger$  *Leptomeryx*,  $\dagger$  *Blastomeryx*); pero en las formas más evolucionadas (miocénicas) aparecen en el mismo modo, sencillos, deciduos, y siempre recubiertos por la piel como en los primitivos Cervulinos, no pasando del tipo bifurcado. Otros caracteres comunes con los *Cervidae* son: la presencia de una *fossa suborbitalis*, la desaparición de los incisivos superiores y reducción progresiva de los correspondientes caninos, generalmente pequeños; la transformación de los inferiores en incisivos, la braquiodontia de los molares cuadrítuberculares, etc. En lo que atañe a los metapodios, se nota primeramente la fusión de los medianos posteriores en un *cannon-bone*, a la vez que la reducción progresiva de los dedos laterales y la soldadura de ciertos huesecillos tarsales (cuboideo, navicular, cuneiforme 2 + 3). Con posterioridad aparece, en las especies de *Blastomeryx*, la fusión íntima de los metacarpos III y IV y, en el carpo, del trapecoideo y magno; pero

contrariamente a lo que se ve en los *Cervidae*, los metacarpos laterales son siempre bien desarrollados. Al mismo tiempo la ulna, como en los *Tragulidae*, queda libre respecto al radio.

Según Schlosser, el único carácter diferencial entre *Hypertragulidae* y *Tragulidae* consistiría en la ausencia, en los molares inferiores de los primeros, de un cierto pliegue interno del metacónido y medialuna anterior. Además de similitud con los *Cervidae* y *Tragulidae*, los *Hypertragulidae* parecen tener íntimas relaciones en los *Camelidae*, y Matthew los ha considerado como posibles antecesores de todos los *Pecora*.

### III

#### Taxonomía de los Cervinos

Los tratados de mamalogía de otras épocas comprendían a la mayoría de las formas cervinas dentro del viejo género lineano *Cervus*. Ayudada por la paleontología, la moderna zoología ha ido poco a poco disociando ese artificial *assemblage* de formas, reconociendo las diferencias fundamentales que separan las numerosas especies y sobre todo poniendo de manifiesto, aunque bien lentamente, las afinidades de los ciervos actuales y fósiles.

La sistemática moderna de la familia *Cervidae* data de unos cuarenta años; su objeto mediato ha sido sin duda determinar, a base de investigaciones anatómicas, el parentesco de las tan abundantes especies y variedades vivientes. No se puede decir que en ese sentido se haya arribado aún a un resultado enteramente satisfactorio, pero hay que reconocer que no han escaseado los ensayos taxonómicos que trataran de solucionar tan interesante problema.

Hoy este asunto se relaciona íntimamente con las hipótesis filogenéticas que los autores norteamericanos y europeos han ofrecido en cuanto al origen de los *Cervidae*, generalmente considerados como una serie polifilética. Por lo mismo, resulta interesante seguir los esfuerzos de los zoólogos y considerar cuál es el valor científico de los diversos criterios sistemáticos que los han guiado hasta la fecha. Desgraciadamente, es éste un tema que no puedo agotar: la escasez bibliográfica a que me he tenido que ceñir en todo el curso de mis investigaciones, me obliga a hacer sólo una reseña de las más conocidas tentativas de clasificación. Bastará ello, sin duda, para mostrar la evolución de las ideas sistemáticas aplicadas a los *Cervidae*.

Aunque en la generalidad de las obras modernas ha sido adoptada la clasificación llamada de Brooke, el punto de partida de la taxonomía ac-

tual parece ser el *Catálogo de rumiantes*, publicado por sir Edward Gray, en 1872 <sup>1</sup>.

Desde 1836, Gray había llamado la atención de los mamálogos sobre la posición en la cara externa del metatarso, y en la posterior del tarso de los ciervos, de ciertos mechones de pelos relacionados al parecer con la presencia de determinadas glándulas y en modo especial con la glándula metatársica. En el dicho *Catálogo* pone a contribución este carácter externo que resulta, con otros, diferencial para Cervinos y Cervulinos, y subdivide aquéllos en tres grandes grupos, que se puede denominar : 1° *Ciervos propiamente dichos* (eurasiáticos); 2° *Ciervos norteamericanos*; 3° *Ciervos sudamericanos*.

- I. Con glándula metatarsal colocada arriba de la mitad de la cara externa del metatarso. *Cervus* : Elafinos, Rusinos, Capreolinos.
- II. Con glándula metatarsal colocada debajo de la mitad de la cara externa del metatarso. *Cariacus*, *Eucervus*.
- III. Sin glándula metatarsal externa. *Blastocerus*, *Furcifer*, *Xenelaphus*, *Coassus*, *Pudu*.

Aparte de este carácter puramente apreciable en las especies vivientes, Gray había adoptado una serie de otros rasgos morfológicos o anatómicos que le permitían ante todo separar del género *Cervus* L., los tres afines *Alces*, *Rangifer* y *Cervulus*, y de ellos hacer los tipos de otras tantas familias en el orden de los *Capreoli*. Estos caracteres primordiales son :

- La conformación de los cuernos;
- El desarrollo de los caninos;
- La forma de la parte anterior del cráneo (cavidad nasal) y de la articulación premaxilo-nasal;
- La longitud de la cola.

Agrupando todos estos caracteres, Gray construye las diagnósis de sus 4 familias de Ciervos, resultando, en síntesis, el siguiente cuadro taxonómico :

- Alcidae* : Cuernos extendidos o palmeados ; nasal muy corto ; cavidad nasal muy grande. Gén. *Alces*, con cuernos desprovistos de mogote ocular basal anterior.
- Rangiferidae* : Cuernos palmeados en su extremidad y provistos de un grande mogote ocular basal anterior ; cavidad nasal de dimensiones moderadas ; maxilar reducido, alcanzando apenas el hueso nasal. Gén. *Rangifer*.
- Cervidae* : Cuernos bien desarrollados ; cavidad nasal moderada ; caninos pe-

<sup>1</sup> J. E. GRAY, *Catalogue of ruminant Mammalia (Pecora L.) in the British Museum*, páginas 65-99, London, 1872.

queños, rudimentarios; premaxilar articulando generalmente con el nasal: cola corta o alargada.

*Cervulidae*: Metatarso sin glándula externa; caninos exsertos; cola alargada.

El examen de estas diagnósis, que presento abreviadas, revela el valor excepcional que los cuernos tienen en opinión de Edward Gray para la distribución sistemática de los *Cervidae*; este valor es aún más manifiesto cuando se considera los caracteres diferenciales que da para los subgéneros de *Cervus* (*Cervidae sensu stricto*):

I. *Glándula metatarsal proximal* (ciervos del hemisferio oriental):

Cuernos en general redondos y erectos, provistos de 1-2 mogotes oculares basales, anteriores, muy próximos a la base *Elaphinos*.

Cuernos subcilíndricos, ramificados en su porción superior (*Panolia*, *Rucervus*) o simplemente bifurcados (*Rusa*, *Hyelaphus*, *Axis*), provistos de un único mogote ocular anterior basal, sin mogote mediano y sostenidos por un pedículo más bien alargado *Rusinos*.

Cuernos desprovistos de mogote ocular basal anterior, naciendo la primera ramificación a considerable distancia de la base *Capreolinos*.

II. *Glándula metatarsal distal* (ciervos norteamericanos):

Cuernos con o sin mogote subbasal interno, y diversamente ramificados *Cariacinos*.

III. *Glándula metatarsal ausente* (ciervos sudamericanos):

Cuernos sin mogote ocular anterior basal, erectos, bifurcados o sencillos y rudimentarios, a veces provistos de mogotes cónicos (anomalía) *Blastocérinos*, etc.

La taxonomía ulterior de Gray se funda en los caracteres de la cola (longitud y aspecto) y del pelaje, a la vez que en la forma, distribución y dirección de los mogotes en las cornamentas. No creo necesario insistir en ella.

Los sucesores de Gray no han consagrado sus grandes divisiones en familias distintas de los Cérvidos para los Alcádeos y Rangiféridos, que han vuelto a ocupar su puesto al lado del gran grupo *Cervus*; pero, en cambio, debidamente aprovechadas han sido sus otras indicaciones sistemáticas.

El primero que las puso a contribución fué Garrod<sup>1</sup>, en 1877, sino para fundar un cuadro de clasificación, por lo menos para demostrar las afinidades de géneros y especies cervinas. Garrod insiste en el valor que para su debida clasificación tienen la posición proximal o distal de la glándula metatársica y el desarrollo tan variable del intermaxilar en relación con la articulación nasal; pero va más lejos que Gray en el sen-

<sup>1</sup> A. H. GARROD, *Notes on the visceral anatomy and osteology of the ruminants*, in *Pr. Zool. Soc. London*, 1877, páginas 2-18.

tido filogenético de la sistemática y trata de hallar un parentesco entre las especies zoogeográficamente aisladas; estudia con atención la anatomía del cráneo de los ciervos y señala por primera vez el diverso desarrollo que corresponde al hueso vomeriano.

El trabajo de Garrod no fué apreciado como merecía, pero no escapó el valor de esas investigaciones a Brooke que años más tarde buscara de fundar una sistemática natural de los *Cervidae*. Al discutir las afinidades indicadas por Garrod, Brooke examina con detención los caracteres anatómicos que eran base de aquéllas. Mas los pospone a otras consideraciones morfológicas que descubre en el esqueleto de las extremidades anteriores, las cuales responden justamente a la diversa reducción adaptativa de los metapodios colaterales y se relacionan con el fenómeno de la plesiometacarpia y telemetacarpia.

De acuerdo con ese carácter principal, Brooke <sup>1</sup> divide los *Cervidae* en tres grupos, uno de *Plesiometacarpia* y dos de *Telemetacarpia*, completando sus diagnósis con caracteres indicados anteriormente por Gray y Garrod, y que en su orden de importancia son los siguientes:

1. Reducción, proximal o distal, de los metacarpos laterales (Brooke).
2. Osificación completa o incompleta del vómer (Garrod).
3. Posición proximal o distal de la glándula metatársica (Gray).
4. Articulación efectiva o no del premaxilar y nasal (Gray-Garrod).

En opinión de Víctor Brooke, son caracteres secundarios y pueden únicamente utilizarse para la distinción de géneros, subgéneros, especies y variedades, aquellos que suministran: la forma de los cuernos, la conformación del cráneo, el aspecto del *rhinarium* (hocico), la coloración del pelaje, la posición y grado de desarrollo de las glándulas cutáneas, etc.

El cuadro taxonómico original de Brooke es el que sigue:

A. *Plesiometacarpia*:

Extremidades proximales de los metacarpos laterales subsistentes. Porción posterior de la cavidad nasal no dividida por el vómer en dos cámaras distintas. Mechón de pelos de la cara externa del metatarso, cuando existente, colocado arriba de la mitad del hueso. Mechón de la cara interna del tarso siempre ausente. Ramos ascendentes del intermaxilar articulando generalmente con los nasales respectivos.

*Cervulus, Elaphodus, Cervus, Dama.*

B. *Telemetacarpia*:

Extremidades distales de los metacarpos laterales subsistentes. Porción posterior de la cavidad nasal no dividida por el vómer en dos cámaras distintas. Mechón metatársico externo, cuando presente, situado arriba de la mitad del hueso.

*Hydropotes, Capreolus, Alces.*

<sup>1</sup> V. BROOKE, *On the classification of the Cervidae*, in *Proc. Zool. Soc. London*, 1878, páginas 883-928.

C. *Telemetacarpí* :

Extremidades distales de los metacarpos laterales persistentes. Porción posterior de la cavidad nasal dividida por el vómer en dos cámaras distintas. Mechón metatársico, cuando existente, situado debajo de la mitad del hueso. Mechón társico interno a menudo presente. Ramos ascendentes del premaxilar no alcanzando generalmente los nasales.

*Cariacus, Pudua, Rangifer.*

La indiscutible superioridad de la clasificación de Brooke, comparada con las anteriores, sedujo a los especialistas casi sin excepción; la encontramos vulgarizada en los tratados de Flower & Lydekker (1891), Max Weber (1904), Osborn (1911), etc., pero modificada en un modo tan fundamental que, teniendo presente sus antecedentes, aparece totalmente desfigurada; en efecto, los autores modernos han hecho abstracción de los caracteres que Gray y Garrod transmitieran al sistema de Brooke, o los han tenido por puramente accesorios. El resultado de esta simplificación es la reducción a dos de los tres grupos básicos, *Plesiometacarpí* y *Telemetacarpí*. Al parecer lógica, sin embargo trae como consecuencia la destrucción de las correlaciones anatómicas y zoogeográficas que habían guiado al autor, y una seria confusión en lo que concierne el parentesco filogenético de los ciervos eurasiáticos y americanos, que había entrevisto Garrod, quizá ya el mismo Gray.

Como ejemplo de la evolución de la clasificación de Brooke, evolución que podemos pues, desde luego, tachar de errónea, se puede elegir el cuadro sistemático que ofrece la obra de Weber para los *Cervinae*<sup>1</sup> :

A. *Telemetacarpalia* :

Metacarpos de los dedos laterales reducidos en su parte proximal a una tuberosidad nodular que se suelda al *cannon-bone*, bien desarrollados en su porción distal, lo mismo que las falanges. Generalmente (salvo en *Capreolus*, *Alces* e *Hydropotes*) el vómer se osifica y prolonga hacia aboral, dividiendo los *choanae* posteriores en dos cavidades. Los premaxilares no articulan o articulan con el nasal respectivo.

Gén. *Hydropotes*, *Cariacus*, *Furcifer*, *Blastocerus*,  
*Coassus*, *Pudua*, *Capreolus*, *Rangifer*, *Alces*.

B. *Plesiometacarpalia* :

Sus metacarpos laterales persisten como huesos estiloideos. El vómer no se osifica suficientemente como para dividir en dos cavidades los *choanae* y el premaxilar articula casi siempre con el nasal.

*Cervulina* : *Cervulus*, *Elaphodus*.

*Cervina* (†) : *Cervus*, *Dama*, *Axis*, *Rusa*, *Pseudaxis*,  
*Rucervus*, *Elaphurus*.

<sup>1</sup> M. WEBER, *Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia*, página 665 y siguientes, Jena, 1904.

Esta no es la única transformación que ha sufrido la clasificación brookiana en manos de zoólogos y paleontólogos; pero antes de examinar esas otras derivaciones, conviene llamar la atención sobre el sistema morfológico que en 1892 propuso, en la revista *Field*, Sir Gordon Cameron <sup>1</sup>.

No puedo decir cuál haya sido el origen de la clasificación de Cameron, ni tampoco cuál la razón que le ha llevado a repudiar las ideas taxonómicas dominantes entonces; su obra no está a mi alcance, pero bastan las breves referencias de Pocock a su respecto, para sospechar que ha descartado toda consideración anatómica para ceñirse a los caracteres que podían proporcionarle los cuernos y otros órganos externos. Desgraciadamente le han bastado para dar forma a ciertas ideas filogenéticas que han resultado completamente equivocadas.

En cuanto a las cornamentas de los *Cervidae*, Cameron se guía por tres criterios:

1. Su presencia o ausencia en los dos sexos;
2. Su posición respecto del cráneo;
3. Su tipo de ramificación y la situación de la rama ántero-inferior.

Los dos primeros caracteres le permiten reconocer tres secciones principales de Cérvidos, que recuerdan la clasificación en familias de Gray:

- I. *Rangifer*: Con cuernos en ambos sexos;
- II. *Alces*: Con cuernos en ♂, extendidos lateralmente respecto del cráneo;
- III. *Ciervos propiamente dichos*: Con cuernos solamente en el sexo masculino, erectos o suberectos.

Esta tercera sección abarca, pues, el *stock* de los *Cervidae*; Cameron le ha subdividido en consideración al tipo de ramificación que muestran los cuernos y principalmente de acuerdo con la presencia o la ausencia de un mogote ocular, *brow-tine*, en la base del cuerno:

Subsección A (ciervos del viejo mundo): Cuernos con *brow-tine*; rama principal ramificada: *Cervus*, *Cervulus*...

Subsección B (ciervos americanos, *Capreolus*, *Elaphurus*): Cuernos sin *brow-tine*; rama principal bifurcada.

En definitiva, como dice Pocock, y aquí traslucen las ideas filogenéticas a que hiciera referencia anteriormente, Cameron admite en los *Cervinos* cuatro grupos principales, que podrían designarse como:

A. *Rangiferino*: correspondería a un tipo primitivo por la temprana aparición en el individuo de los cuernos existentes, además, en ambos sexos;

<sup>1</sup> ALLAN GORDON CAMERON, *The Field*, 1892 (citado por Pocock).

B. *Alcino*, igualmente primitivo en razón de la singular posición lateral de los cuernos sobre el cráneo;

C. *Cariacino* (americano) representante de un *phylum* caracterizado por sus cuernos bifurcados o dicotómicos sin verdadera *brow-tine* (rama ocular);

D. *Cervino* (eurasiático), más evolucionado, con cuernos más o menos complexamente ramificados siempre provistos de un mogote ocular basal.

Los fundamentos de la clasificación de Cameron han sido discutidos por Pocock desde 1910<sup>4</sup>; este autor los tiene por erróneos, no obstante haber sido apoyados por Sir Richard Lydekker en su célebre obra *Deer of all Lands*. Veremos más adelante cuáles son los argumentos de que se vale Pocock; por el momento bástenos examinar el sistema taxonómico que él mismo propone volviendo a las características osteológicas que habían aducido Garrod y Brooke.

Pocock adopta las dos grandes divisiones que propician los secuaces de Brooke, dando pues a la telemetacarpia y plesiometacarpia un valor primordial; opone de esta manera a los *Cervinae*, los *Capreolinae*, cuyo género típico es *Capreolus*, pero que comprenden además las formas americanas. Una y otra subfamilias se subdividen primeramente según el grado de fusión de los huesecillos del tarso y la presencia o ausencia de glándulas tarso-metatarsales; entra además en consideración entre los ciervos telemetacarpeos el grado de osificación del vómer. El cuadro taxonómico de Pocock sería el siguiente:

*Telemetacarpalia (Capreolinae)* :

|                                                                                                  |                  |                                    |                                           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|------------------------------------|-------------------------------------------|
| Navículo-cuboideo soldado con el cuneiforme, sin glándula pedal, tarsal, ni metatarsal . . . . . |                  | Pudu.                              |                                           |
| Navículo-cuboideo no soldado con el cuneiforme; glándula pedal presente.                         | Vómer completo   | a) con glándula metatarsal         | <i>Eucervus,</i><br><i>Dorcelaphus.</i>   |
|                                                                                                  |                  | b) sin glándula metatarsal         | <i>Blastocerus, Hippocamelus, Mazama.</i> |
|                                                                                                  |                  | c) con glándula metatarsal pequeña | <i>Rangifer.</i>                          |
|                                                                                                  | Vómer incompleto | a) con glándula metatarsal         | <i>Capreolus.</i>                         |
|                                                                                                  |                  | b) sin glándula metatarsal         | <i>Hydropotes.</i>                        |
|                                                                                                  |                  | c) con glándula pequeña o ausente  | <i>Alces.</i>                             |

<sup>4</sup> R. J. Pocock, *On the specialized cutaneous glands of Ruminants y On antler-growth of the Cervidae, etc.*, in *Proc. Zool. Soc. London*, 1912.

*Plesiometacarpalia (Cervinae) :*

Naviculo-cuboideo soldado con el cuneiforme . . . . . *Cervulus, Elaphodus.*

Naviculo-cuboideo no soldado con el cuneiforme . . . . . *Cervus, Dama, Elaphurus, etc.*

La clasificación propuesta por Pocock es, pues, una derivación del sistema de Brooke; lo mismo sucede con el cuadro taxonómico que en su obra sobre evolución de los mamíferos (1910), nos da el paleontólogo Osborn <sup>1</sup>, quien adopta directamente ese sistema con la única diferencia del aislamiento de los Cervideos (plesio y telemetacarpeos) de los grupos primitivos *Cervulinae* y *Moschinae*.

Un criterio semejante manifiesta Schlosser en el *Manual de Paleontología* de Zittel (edic. 1911) <sup>2</sup>: considerando la morfología de los cuernos, la de los dientes y la de las extremidades, este autor reparte los *Cérvidos* propiamente dichos en tres subfamilias:

*Moschinae*, sin cuernos, con grandes caninos superiores en forma de defensas, y tres premolares, y los metapodios anteriores y posteriores reducidos a su porción distal (*Moschus, Hydropotes*).

*Cervulinae*, sin cuernos o con cornamentas dicotómicas soportadas por un largo pedículo, deciduas en las formas más recientes, con grandes caninos superiores en forma de defensas, y con metapodios anteriores generalmente plesiometacarpeos, rara vez telemetacarpeos (+ *Amphitragulus*, + *Dremotherium*, + *Palaeomeryx*, + *Dicrocerus*, + *Cervavus, Cervulus*).

*Cervinae*, con cornamentas deciduas, varias veces dicotómicas, soportadas por un corto pedículo, con caninos superiores pequeños o nulos, y con metapodios anteriores plesiometacarpeos (en los ciervos del viejo mundo) o telemetacarpeos (en los ciervos americanos, exc. *Cervus canadensis*): *Alces, Rangifer, Cervus, Capreolus, Elaphurus, Odocoileus, Blastocerus, Hippocamelus, Mazama*.

Es conveniente hacer notar que en el cuadro de Schlosser el carácter principal de la clasificación de Brooke — la plesio-telemetacarpia — ha sido relegado a un lugar accesorio, respecto de los caracteres que proporcionan las cornamentas y el sistema dentario.

La última tentativa de clasificación de los *Cervidae* es la que Sir Richard Lydekker <sup>3</sup> parece adoptar en el *Catálogo de los Ungulados del British Museum*, que apareció con posterioridad a su fallecimiento; precediendo al cuerpo de la obra, un cuadro o «clave» de los géneros de

<sup>1</sup> OSBORN, *The age of mammals, etc.*, página 551 y siguientes.

<sup>2</sup> SCHLOSSER, *Säugetiere in Handbuch der Palaeontologie*, página 276.

<sup>3</sup> R. LYDEKKER, *Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum, etc.*, IV, páginas 7-8, 1915.

Cérvidos nos permite hacernos una idea de las opiniones taxonómicas de Sir Richard Lydekker, que parece aún inspirarse en la clasificación de Cameron, propiciada en su obra anterior; por los caracteres de las cornamentas él constituye tres grupos principales de *Cervidae* que responden a los géneros *Hydropotes* y *Rangifer* y a los *Cervinos* en general; de éstos separa los *Cervulinos* por el desarrollo de los caninos superiores :

- I. Cuernos ausentes tanto en ♂ como en la ♀. *Hydropotes*.
- II. Cuernos presentes en ♂ y ♀. *Rangifer*.
- III. Cuernos presentes en ♂, ausentes en la ♀.
  - A. Caninos superiores en forma de defensas. *Cervulinae* (*Muntjacus*, *Elaphodus*).
  - B. Caninos superiores de dimensiones normales o nulos. *Cervinae* (*Cervus*, *Mazama*).

Para fundar las subdivisiones ulteriores, Lydekker ha adoptado los puntos de vista de Pocock, respecto de la soldadura de los huesos tarsales y glándulas del pie; de Brooke, sobre plesio y telemetacarpia; de Cameron, sobre posición de la ramificación anterior en las cornamentas (*brouc-tine* o *subbasal snag* : mogote ocular basal o subbasal); de Gray, sobre longitud de la cola, etc.

Combinando la clave preliminar con la distribución de géneros y subgéneros en el *Catálogo*, se obtendría el siguiente cuadro taxonómico :

- 1. Cuernos generalmente existentes en el ♂, nunca en la ♀.
  - A. Caninos superiores en el ♂, en forma de defensas :
    - Cuernos ausentes; navicular soldado con el cuboideo, cuneiforme libre. { 1. *Hydropotes*.
    - Cuernos relativamente pequeños, insertos en largos pedículos; navicular soldado con el cuboideo y el cuneiforme. { 2. *Muntjacus*.  
3. *Elaphodus*.
  - B. Caninos superiores en el ♂, cuando presentes, nunca desarrollados en forma de defensas :
    - Plesiometacarpia*  
o con metacarpos laterales ausentes.

{

Cuernos con un mogote ocular basal o subbasal y otros dos mogotes por lo menos. (Cola corta o mediana.)

Cuernos palmeados Can. sup. ausentes. { 4. *Dama*.  
 Cuernos no francamente palmeados. Can. superiores generalmente presentes. { 5. *Cervus*.
    - Cuernos bifurcados a cierta distancia de la base, con el mogote anterior también bifurcado. Cola larga.

{

6. *Elaphurus*.

|               |                |                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                                   |                                      |                          |
|---------------|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|
| Telemetacarpi | Vómer completo | Navicular y cuboideos soldados, cuneiforme libre.                                                                                                      | Glándula metatarsal normalmente presente, tarsal siempre desarrollada; cuernos complejos con mogote subbasal y rama anterior de la bifurcación principal desarrollada a expensas de la posterior. | 7. <i>Odocoileus</i> .               |                          |
|               |                |                                                                                                                                                        | Cuernos bifurcados, dicotómicos, sin mogote subbasal y con más de dos mogotes en total.                                                                                                           | 8. <i>Blastocerus</i> .              |                          |
|               | Vómer incompl. | Navicular, cuboideo y cuneiforme soldados.                                                                                                             | Glándulas metatarsales ausentes.                                                                                                                                                                  | Cuernos simplemente bifurcados.      | 9. <i>Hippocamelus</i> . |
|               |                |                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                                                                   | Cuernos sencillos, en forma de daga. | 10. <i>Mazama</i> .      |
|               |                |                                                                                                                                                        | Glándulas metatarsales, tarsales y pedal ausentes. Cuernos diminutos                                                                                                                              | 11. <i>Pudu</i> .                    |                          |
|               |                | Cuernos con tres mogotes, divergentes de la sutura mediana frontal en $\pm 40^\circ$ . Glándulas faciales ausentes. Cola rudimentaria, etc.            |                                                                                                                                                                                                   | 12. <i>Capreolus</i> .               |                          |
|               |                | Cuernos con mogotes múltiples, a menudo palmeados, divergentes de la sutura frontal en $\pm 90^\circ$ . Glándulas faciales presentes. Cola corta, etc. |                                                                                                                                                                                                   | 13. <i>Alces</i> .                   |                          |
|               |                | 2. Cuernos existentes en el ♂ y en la ♀. Telemetacarpi. Vómer completo.                                                                                |                                                                                                                                                                                                   |                                      |                          |
|               |                | 14. <i>Rangifer</i> .                                                                                                                                  |                                                                                                                                                                                                   |                                      |                          |

#### IV

#### Sistemática y morfología

Del breve examen histórico a que hemos sometido la taxonomía actual de los Ciervos, resulta evidentemente que los autores han respondido en general a dos principales ideas directrices: unos han seguido un criterio prevalentemente morfológico (Gray, Cameron, Lydekker); otros han apelado a fundamentos anatómicos (Garrod, Brooke y sus sucesores).

Los morfólogos se basaron en caracteres externos de las cornamentas, del pelaje, del sistema glandular, del apéndice caudal, etc. Los anato-

mistas dieron, en cambio, preferencia a los rasgos internos diferenciales que proporcionaban el cráneo y los metapodios. Veamos cuál es el valor sistemático de unos y otros.

#### GLÁNDULAS DE LAS EXTREMIDADES

La presencia y ausencia de estos órganos cutáneos, y su variable desarrollo, son caracteres que han sido utilizados en la taxonomía cervina antes por Gray <sup>1</sup>, y recientemente por Pocock <sup>2</sup>, quien otorga una singular importancia al sistema glandular del tarso, metatarso y pie. En su última clasificación (año 1915), Lydekker <sup>3</sup> ha puesto igualmente a contribución este carácter puramente exterior, y, como Pocock, llega así a aislar el género *Pudu* de todos los demás ciervos telemetacarpeos y a subdividir el grupo neártico en dos o tres series.

Sin embargo este sistema glandular de las extremidades en los *Cervidae* no ofrece la constancia que sería dado exigir para que con él fuera posible establecer una clasificación natural. En no pocas especies, en efecto, esas glándulas son rudimentarias, de modo que la verificación de su presencia o ausencia depende de atentas investigaciones que habría que llevar a cabo en numerosos individuos. Y no faltan los casos de géneros, tan íntimamente vinculados por caracteres más salientes, y que en consideración de su sistema glandular se debería separar definitivamente: ejemplos lo son *Pudu*, *Mazama*, *Blastocerus*, *Odocoileus*, etc.

#### MECHONES DE PELOS TARSALES Y METATARSALES

Gray que propuso este criterio distintivo de los *Cervinae*, lo relacionaba con la presencia y posición de las glándulas metatarsal y tarsal; si esta relación es exacta y constante, el valor de este carácter sería el mismo que el de las respectivas glándulas adoptado por Pocock. Si bien no se le puede, pues, reconocer el valor exagerado que le han atribuido los mamalogos morfólogos del siglo pasado, hay que tener presente, como lo hizo notar Garrod <sup>4</sup>, que muestra una coincidencia sugestiva con los caracteres de la osificación del vómer y otros rasgos del cráneo.

Desgraciadamente, como carácter puramente externo al igual que el sistema glandular, y sin relación con el sistema óseo, carece de todo valor cuando se quiere aplicar a las formas extinguidas. Por lo mismo, no puede ser el fundamento definitivo e indiscutible de una clasificación natural.

<sup>1</sup> GRAY, *Catalogue of ruminant Mammalia*, página 65.

<sup>2</sup> R. J. POCK, *On the specialized cutaneous glands of ruminants*, 1910.

<sup>3</sup> R. LYDEKKER, *Catalogue of the Ungulate mammals*, tomo IV.

<sup>4</sup> A. H. GARROD, *Notes on the Visceral anatomy, etc.*, página 16.

#### LONGITUD DE LA COLA Y ASPECTO DEL MECHÓN CAUDAL

La cola en los ciervos es de varia longitud; igualmente es variable en ella la distribución del pelo que la reviste. Gray que ha anotado estos extremos de variación, les dió una importancia extraordinaria dividiendo los ciervos de ambos continentes en dos series <sup>1</sup>:

a) De cola corta: *Cervus*, *Panolia*, *Rucervus*, *Rusa*, *Capreolus*, *Elaphurus*, *Blastocerus*;

b) De cola larga: *Pseudaxis*, *Dama*, *Hyelaphus*, *Axis*, *Cariacus*.

Lydekker, en su obra póstuma, recoge de Gray este criterio diferencial; sin embargo, hay que argumentar en contra de este carácter, igualmente aplicable a las solas formas vivientes, que separa géneros muy próximos como ser *Odocoileus* y *Blastocerus*, en nuestro grupo americano.

Menor valor taxonómico puede darse aún al mechón de pelos caudales, indudablemente.

#### CANINOS SUPERIORES

Los caninos superiores, en los individuos masculinos de los *Cervidae*, suelen adquirir un desarrollo extraordinario en aquellas formas que se consideran como más primitivas, por ejemplo las especies de *Cervulus* y *Elaphodus*. De allí la aparente relación que se nota entre la presencia de caninos *tusk-like* — a modo de defensas — y la ausencia o escaso desarrollo de las cornamentas.

Las formas extinguidas del terciario europeo se caracterizan, justamente, por el desarrollo de sus caninos superiores; entre los Cérvidos americanos, Matthew <sup>2</sup> considera que los caninos superiores han sufrido una reducción progresiva desde su supuesto antecesor mio-pliocénico, *Blastomeryx*, reducción que en los respectivos géneros actuales ha llegado a ser total, o casi total, ya que estos caninos no aparecen sino en la dentición de leche (*Mazama*, *Odocoileus*).

El extraordinario desarrollo de los caninos superiores puede caracterizar únicamente la subfamilia *Cervulinae* frente a los evolucionados *Cervinae*; si se quiere utilizar la presencia de los caninos superiores para distinguir los géneros recientes, se obtiene resultados nada decisivos, pues no solamente los géneros vecinos se comportan muy diferentemente, sino también las mismas especies dentro de un mismo género. Burmeister ha señalado, por ejemplo, la presencia de caninos supe-

<sup>1</sup> GRAY, *Catalogue of the ruminant Mammalia*, página 65.

<sup>2</sup> W. D. MATTHEW, *Osteology of Blastomeryx and phylogeny of American Cervidae*, in *Bull. Amer. Mus.*, XXIV, 1908, página 535-562.

riores tardíos en *Blastocerus paludosus* y su ausencia en *Bl. campestris*.

Según Lydekker <sup>1</sup>, carecen de caninos superiores los géneros:

a) Del hemisferio oriental: *Capreolus*, *Dama*; los tienen, más o menos desarrollados: *Axis*, *Rusa*, *Cervulus*, *Elaphodus*, *Hydropotes*;

b) Del hemisferio occidental: *Mazama* (en adulto!), *Pudu*, *Blastocerus*, *Odocoileus*, *Alces*; los tienen *Hippocamelus* (no siempre), *Rangifer* (en ♂ y ♀, como los cuernos).

Basta considerar esta lista, tan incompleta, para negar todo valor sistemático a este carácter evolutivo, por lo menos tomado aisladamente.

#### MOLARES

Rütimeyer <sup>2</sup> ha estudiado especialmente el sistema dentario y la conformación del cráneo de los Cérvidos; desgraciadamente las investigaciones del célebre paleontólogo suizo han versado, para los grupos americanos en particular, sobre un número exiguo de ejemplares: quizá esta circunstancia explique por qué Rütimeyer no ha conseguido anotar sino estadios de evolución más bien que características del sistema dentario de los ciervos considerados en sus diversos grupos: los *Coassina*, por ejemplo, se relacionarían, por la morfología de sus molares, con los *Cervulina*; *Odocoileus*, *Blastocerus* e *Hippocamelus* mostrarían, en lo que concierne los molares, afinidades con los verdaderos ciervos holárticos (*Capreolus*, *Dama*, etc.). En cambio, *Rangifer* y *Alces*, y especialmente este último, ocuparían un lugar aislado frente a todos los *Cervidae*.

Posteriormente a Rütimeyer ningún mamólogo se ha ocupado del sistema dentario de los ciervos, salvo para fundar algunas consideraciones filogenéticas (Schlosser, Matthew). Los sistemáticos se han limitado a registrar la presencia en ciertos géneros de una pequeña columna accesoria en los molares superiores e inferiores; la presentan *Rusa*, *Rucervus*, *Axis*, *Odocoileus*, *Mazama*, pero puede también faltar, quizá de acuerdo con la edad de los individuos. Es un carácter que necesitaría ser investigado con mayor detención y en series suficientemente numerosas; en la actualidad, no se puede otorgar gran valor sistemático a las escasas noticias que al respecto registran las descripciones.

La hipselodontia y braquiodontia de los molares tampoco pueden servir de base a una clasificación, pues la braquiodontia es aún demasiado general en todo el grupo, y la hipselodontia excepcional.

<sup>1</sup> R. LYDEKKER, *Catalogue of the Ungulate mammals*, 1915.

<sup>2</sup> G. RÜTIMEYER, *Natürliche Geschichte der Hirsche*, in *Abh. der Schweizer paläont. Gesellschaft*, Zürich, 1880-83, tomos VII-X.

### VÓMER

En 1877, Garrod <sup>1</sup> hacía expresamente remarcar que el cráneo de los Cérvidos muestra caracteres que coinciden en su diferente comportamiento con la distribución geográfica de las especies actuales (fig. 2).

En todos los ciervos del viejo mundo, dice (págs. 12 y 13) con excepción del reno, el hueso vomeriano no es tan osificado como para dividir las fosas nasales posteriores en dos orificios distintos, mientras en *Rangifer* y todos los ciervos del nuevo mundo, salvo *Alces* y *Cervus canadensis*, tal división es completa. Es que en este último caso el vómer está

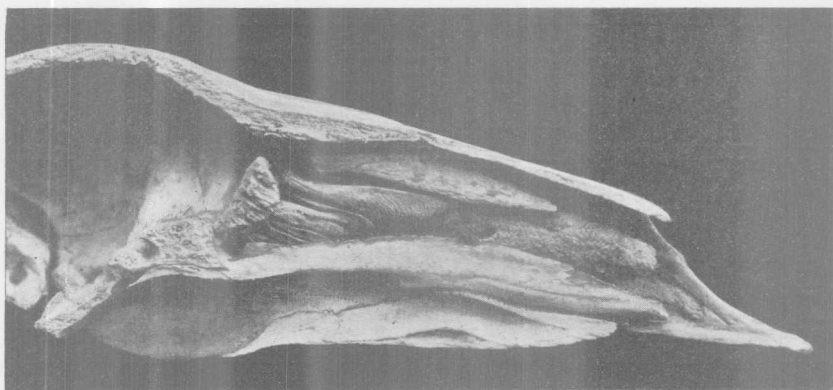


Fig. 2. — Corte longitudinal del cráneo de *Hippocamelus chilensis* (la línea de puntos indica el contorno del vómer en el grupo de los siervos euroasiáticos)

completamente osificado en su parte posterior, lo que se ve perfectamente en todo cráneo macerado; allí las fosas nasales posteriores o choanae son prolongadas hacia atrás, en aboral de los huesos palatinos, por la osificación de la lámina vertical que, naciendo de la cara inferior del vómer, se prolonga suficientemente hacia abajo y hacia atrás como para anquilosarse con la lámina horizontal de los palatales y formar un septum nasal completo. En los ciervos de Europa y Asia esa lámina vertical del vómer nunca, en cambio, alcanza los procesos horizontales de los palatales, ni forma tampoco un principio de septum <sup>2</sup>.

<sup>1</sup> A. H. GARROD, *Notes on the Visceral anatomy, etc.*, página 16.

<sup>2</sup> Hueso craneano impar, el vómer ocupa la línea mediana de la cavidad nasal desde el cuerpo del esfenoides hasta el premaxilar. Su borde inferior descansa en la sutura mediana de los procesos palatinos de los huesos maxilares; en aboral ocupa el fondo del intervalo de los apófisis pterigo-palatinos, continuándose allí la lámina vertical del hueso hasta la sutura pterigo-basisfenoidea y dividiéndose en dos *alae* por una incisura situada más o menos al nivel del *hamulus pterygoideus*.

Este carácter tan decisivo para la repartición de los ciervos actuales fué tenido en cuenta por Brooke, quien dividió en consideración a la osificación del vómer a su grupo *Telemetacarpí* en dos subgrupos. Desgraciadamente los autores no supieron apreciar en todo su valor la reserva de Brooke y dieron al carácter vomeriano un lugar secundario. Reaparece Pocock, tampoco le da con la importancia que merece.

En efecto, el vómer es un hueso cuya morfología es bastante constante en el grupo de los Ungulados, y se le puede considerar como substraído a la influencia de la adaptación, salvo en aquellos grupos que, como *Macerachenia*, presentan una conformación característica del aparato nasal. Y es verdaderamente curiosa la casi coincidencia de ese distinto modo de ser en la osificación de la lámina vertical — tanto en las formas jóvenes como en las adultas, en las pequeñas como en las grandes — con la tele-y plesiometacarpia, y con la ubicación del mechón metatarsal.

#### ARTICULACIÓN PREMAXILO NASAL Y OTROS CARACTERES ANATÓMICOS DEL CRÁNEO

Ya dije que Rüttimeyer <sup>1</sup> había estudiado muy cuidadosamente la conformación del cráneo en los *Cervulina*, *Moschina*, *Cervina* y *Coassina*, y que sus investigaciones no habían podido ser aprovechadas por la sistemática, necesitando por lo demás ser ampliadas, especialmente en lo que concierne nuestros géneros neogeos.

Hasta ahora la taxonomía ha dado una cierta importancia, entre otros, al carácter tan variable de la articulación premaxilo-nasal. Gray <sup>2</sup> ya acordaba sumo valor taxonómico al grado de desarrollo del *processus nasalis* de los huesos premaxilares, que, en consecuencia, se unían o no a los huesos nasales, igualmente variables en su longitud: el hecho de articular o no el premaxilar y nasal guió, en parte, a Gray para subdividir los ciervos en las tres familias, *Alcidae*, *Rangiferidae* y *Cervidae*, propiamente dichos, como lo hemos visto precedentemente.

Garrod <sup>3</sup> generalizó las anotaciones de Gray respecto de la articulación de los procesos nasales o *rami ascendentes* con los huesos nasales y observó que esa articulación se verifica en todos los Ciervos del viejo mundo, pero no en las formas del continente americano, salvo alguna excepción de cada parte: *Cervulus reevesi*, *Elaphodus* en el grupo eurasiático; *Odocoileus virginianus*, *Hippocamelus antisensis*, *Alces*, *Rangifer*, etc., entre los ciervos americanos.

<sup>1</sup> RÜTMEYER, *Natürliche Geschichte der Hirsche*, etc.

<sup>2</sup> J. E. GRAY, *Catalogue of ruminant Mammalia (Pecora)*, etc.

<sup>3</sup> A. H. GARROD, *Notes on the Visceral anatomy*, etc.

Brooke <sup>1</sup> utilizó este carácter para distinguir uno de los dos grupos telemetacarpeos del plesiometacarpeo; al reducir a una sola las dos primeras series, los autores que adoptaron la clasificación de Brooke limitaron forzosamente el alcance de este carácter anatómico; así dice Weber para los *Telematacarpalia*, «los premaxilares articulan o no articulan con los nasales» y para los *Plesiometacarpalia*: «el premaxilar articula casi siempre con el nasal».

Este carácter diferencial ha sido abandonado después por Pocock, Lydekker, Schlosser... Como dice Lydekker, es un carácter, en efecto, bastante variable; hasta en un mismo género las especies se comportan diferentemente a ese respecto: en *Capreolus*, *Odocoileus*, *Mazama*, *Pudu*, el desarrollo del premaxilar, tan diverso, hace que la articulación se produzca o no en ciertas formas. En *Rangifer* los premaxilares alcanzan apenas los nasales; en cambio, en otros géneros aparentados a los citados, la línea de sutura de ambos huesos es hasta considerable: en *Blastocerus*, *Hippocamelus*, como es el caso en los *Moschidae* y *Tragulidae*.

En las formas fósiles, el mutuo comportamiento de premaxilares y nasales sería también variable: *Cervulus* tiene premaxilares largos, *Dremotherium* los presenta reducidos. La mayoría de los autores consideran el desarrollo del premaxilar en relación con el hecho de la articulación: Matthew <sup>2</sup>, en cambio, indica como carácter de evolución en el grupo americano el variable desarrollo de los nasales que habrían ido ensanchándose y acortándose en la serie filogenética *Blastomeryx* — *Mazama* — *Odocoileus*; largos y estrechos en el primero de esos géneros, son lo más anchos y lo más cortos en el último. Pero es posible que en la efectividad de la articulación premaxilo-nasal intervenga algún otro carácter (anchura de la cavidad nasal en *Alces*, desarrollo del cráneo facial y especialmente de los maxilares, etc.); de cualquier modo la variabilidad de ese carácter no permite utilizarlo por sí sólo en la división de los *Cervidae*.

En 1877, <sup>3</sup> Garrod llamó igualmente la atención sobre otro carácter craneano de los *Cervidae*: la posición del proceso estiloideo o *tympanohyal* en la cara posterior del *os petrosum*, delante del proceso paramastoideo del occipital. En cuanto a ese carácter y a las relaciones del proceso en cuestión con la *bullula tympani* (*bullula ossea*), los *Cervidae* se comportan diferentemente: los ciervos elafinos, rusinos y aliados, etc., parecen vincularse con los *Cavicornia*; en cambio, los verdaderos ciervos americanos, excepto *Cervus leucotis*, y *Rangifer*, *Alces*, *Capreo-*

<sup>1</sup> V. BROOKE, *On the classification of the Cervidae*, etc.

<sup>2</sup> W. D. MATTHEW, *Osteology of the Blastomeryx and phylogeny of American Cervidae*, etc.

<sup>3</sup> GARROD, *loc. cit.*

*lus*, *Dama*, *Cervulus*, *Elaphodus*, se alejan del tipo bovino. Ninguna mención se hace en sistemática de ese carácter anatómico señalado por Garrod; sólo alguna que otra indicación sobre el aspecto de la *bulla tympani* y su desarrollo, que varía en formas muy vecinas por lo que, dice Lydekker (1915), parece merecer la atención de los zoólogos; en la descripción de formas fósiles, jamás he hallado indicación al respecto.

#### CORNAMENTAS

Por su extrema variabilidad y tan diversa complejidad, los cuernos tienen para los Cérvidos actuales un valor sistemático innegable: sin exagerar, se puede afirmar que la morfología de las cornamentas es la casi única base de la taxonomía genérica y específica en esa familia, aparte de algunos rasgos accesorios, como ser la forma general del cráneo, la coloración del pelaje, etc.

Paleontológicamente, los cuernos de los ciervos tienen un valor sistemático aún más considerable; como dijo Pohlig<sup>1</sup>, significan para las respectivas formas fósiles lo que los molares para los elefantes; y serían, en su opinión, más apropiados que cualesquiera otros restos para demostrar en modo evidente el parentesco de las formas extinguidas. En verdad que muchas de ellas, la mayoría, no son conocidos sino por los restos más o menos completos de cuernos que han dejado.

Hemos señalado más arriba qué importancia tenía para la antigua sistemática morfológica la estructura de los cuernos; en ese sentido quizá Gray muestre tendencias más naturales que sus antecesores; pero la reacción contra ese criterio unilateral se evidencia con Garrod y Brooke.

Garrod<sup>2</sup> decía respecto de los cuernos y de su valor taxonómico: «en ciertas formas — *Elaphinos*, *Rangifer* — su complejidad, que se traduce por una duplicación de los mogotes, se asocia posiblemente con el tamaño de esos apéndices, antes que con cualquier otra particularidad; por lo que se refiere a la *palmation* de *Dama*, por ejemplo, es un carácter que carece de mayor significación».

En opinión de Garrod, la diversidad de los cuernos en los Cérvidos se reduce, pues, a una cuestión de mayor o menor desarrollo, desarrollo que es relativo cuando se compara una y otra de sus ramas principales: rara vez iguales, generalmente una se desarrolla a expensas de la otra — de ordinario la posterior respecto de la anterior; — de allí el aspecto tan variable de los cuernos cervinos.

<sup>1</sup> H. POHLIG, *Die Cerviden der thüringischen Diluvial-Travertines mit Beiträge über andere diluviale und recente Hirschformen. Palaeontographica*, XXXIX, página 215, 1892.

<sup>2</sup> GARROD, *loc. cit.*

Brooke<sup>1</sup> admite, sin embargo, que la forma de las cornamentas puede servir de criterio esencial para la distribución de las especies en géneros y subgéneros; más aún, ese carácter morfológico constituiría, dice, una de las pruebas más claras del parentesco de las especies, por más que la estructura de los cuernos no representaría sino un carácter de evolución progresiva que, partiendo de formas muy sencillas, se desarrolla en formas más complejas, gracias a una constante variabilidad transmisible por herencia.

Comparadas con la opinión de Garrod y la de Brooke, las exageradas ideas de Cameron<sup>2</sup> y de Lydekker<sup>3</sup>, quienes toman como base de sus grupos principales la forma de la ramificación de los cuernos, significan un retroceso en la sistemática. Pocock<sup>4</sup> se ha encargado de demostrarlo, y al efecto ha estudiado los cuernos en su desarrollo ontogenético en ciervos europeos y americanos: recordemos que Cameron los separaba por la presencia o ausencia de una ramificación basal anterior o *brow-tine*.

Según Pocock, en todos los ciervos, el cuerno nace como una yema indivisa, que con el crecimiento inicial viene a corresponder a una daga (*spike*). En las especies más evolucionadas, pronto esa yema inicial muestra un principio de división en dos ramas, anterior y posterior, que crecen en sentido opuesto y casi con igual rapidez: este es el estado incipiente del tipo bifurcado (*forked type*) o biramoso. Avanzando más rápidamente el crecimiento de la rama posterior, se obtiene, en un momento dado, un cuerno que podría describirse como constituido por una rama principal sencilla, provista de mogote ocular basal, y que conserva el aspecto bifurcado. En verdad, la casi equivalencia de ambas ramas es cada vez menos evidente; la rama posterior sigue alargándose, adquiere un desarrollo excesivo comparada con la anterior, que se detiene en su crecimiento; así, aquella da origen a un número variable, que aumenta con la edad del individuo, de mogotes accesorios, mientras que la última suele conservar su aspecto indiviso (cuernos elafinos, etc.) (fig. 3, n° 10).

Esta evolución del cuerno deciduo en el individuo viene pues a corresponder a la del cuerno en los diferentes géneros actuales y extinguidos; como dice Matthew, la historia geológica de los cuernos en la serie cervina corresponde exactamente con su historia en cada individuo actual, a medida que aumenta en edad.

Considerando su conformación general, se ha distribuido las cornamentas en tres o cuatro tipos distintos:

<sup>1</sup> BROOKE, *loc. cit.*

<sup>2</sup> CAMERON, *loc. cit.*

<sup>3</sup> LYDEKKER, *Deer of all Lands*.

<sup>4</sup> R. J. POCK, *On antler-growth of the Cervidae, etc.*, in *Proc. Zool. Soc. London*, 1912, páginas 773-783.

a) *Sencillo* (*spike*, *Spessgeweih*), en forma de daga; es el común en las pequeñas especies sudamericanas, y lo constituye un mogote desprovisto de toda ramificación (fig. 3, n° 1);

b-c) *Bifurcado-dicotómico* (*forked, dichotomous type*), también llamado tipo *dicrocerino* en su forma más sencilla, por su frecuencia en los Cervulinos fósiles de Eurasia. En él, justamente encima de la base (*burr*) o algo arriba de ella, nacen dos ramas principales a modo de horqueta: a menudo, en las especies primitivas, quedan indivisas (*forked type*, tipo *bifurcado propiamente dicho*); a veces, sin embargo, estas ramas anterior y posterior continúan subdividiéndose por bifurcaciones sucesivas (tipo *dicotómico*). La dicotomía perfecta es rara, pues la rama ante-

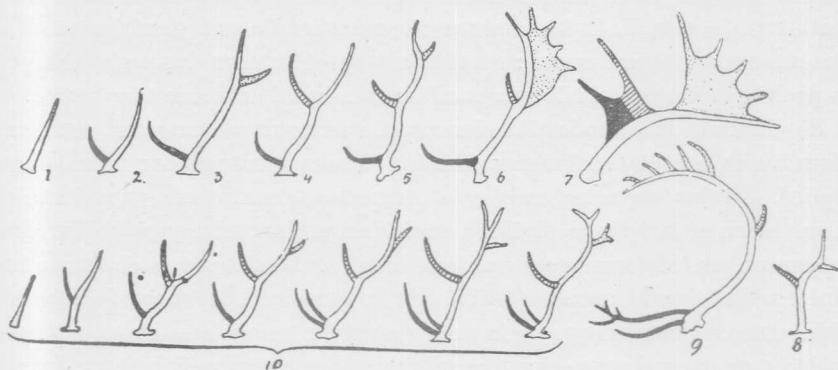


Fig. 3. — Tipos de cornamentas de Cervidae actuales : 1. Sencillo de *Coassus*; 2, 3, 4 y 8, Bifurcado-dicotómico de *Hippocamelus*, *Azis*, *Rusa* y *Capreolus*; 5, 6, 7, 9 y 10, Ramificado de *Sika*, *Dama*, *Alees*, *Rangifer* y *Cervus*; 10, Estadios de desarrollo en *Cervus elaphus* (según Weber).

rior generalmente sufre una detención en su desarrollo, mientras que en la posterior prosiguen las bifurcaciones; se comprende que entonces la dicotomía sea bastante confusa (fig. 3, n°s 2, 3, 4, 8);

d) *Ramificado* (*ramified type*): es el propio de las grandes especies de *Cervus*, y en él se reconoce una rama principal (*beam*), de cuya cara anterior generalmente — a veces de la posterior — nacen un número variable de ramificaciones secundarias, cuyo distinto aspecto y dirección se utilizan para reconocer especies y razas (fig. 3, n°s 5, 9 y 10).

La complejidad del tipo ramificado ha obligado a los morfólogos a adoptar una nomenclatura especial, derivada de los términos usados por los cazadores europeos. La rama anterior, por su proximidad a la frente y su dirección, se designa como mogote ocular<sup>1</sup>; la rama posterior, que es generalmente la principal, se ha llamado asta (?)<sup>2</sup>. De estas ramas nacen ramificaciones secundarias; las de la anterior por su rara apari-

<sup>1</sup> *Andouiller d'œil*, brow-line, *augenspross*.

<sup>2</sup> *Marrain*, beam, *stange*.

ción, no reciben denominación especial; las de la rama posterior, escalonadas a lo largo de ella, tienen importancia en cada especie, pues marcan la edad en años de los individuos; eso mismo explica su nombre diverso en los idiomas de Europa central: la primera ramificación de la rama posterior (segunda del cuerno) es el *andouiller de fer* o *bez-tine*<sup>1</sup>, la segunda (tercera del cuerno) es el *andouiller moyen* o *tres-tine*<sup>2</sup>. Estas ramificaciones tienen una situación anterior; el tercer mogote de la rama posterior (cuarto del cuerno), en cambio, es generalmente posterior y forma a veces una *palmation* muy desarrollada: es la *hindertine*<sup>3</sup>. Al nivel de las ramificaciones, el cuerno suele ensancharse a modo de palma: de allí el nombre de *empaumure*, con que se designa esa parte por los autores franceses; en su porción superior o vértice, suele bifurcarse, dividirse a modo de horqueta (*enfourchure*), o formar una serie más numerosa de puntas (*crown*). Generalmente los autores, y especialmente el doctor Ameghino, llaman «corona» la base tuberosa que separa el cuerno propiamente dicho de su pedículo óseo; es un error, y a falta de término castellano sería preferible usar alguno extraño: *burr*, *meule* o *Rosenstock*.

Los susodichos tipos de cuernos no se pueden delimitar con precisión: no es raro ver cuernos sencillos, dagas, de *Mazama* con indicaciones de ramificación, pero especialmente es fácil confundir los tipos dicotómico y ramificado, cuando el primero es imperfecto, como sucede de ordinario. Basta para ello que aborte alguna de las ramificaciones secundarias o terciarias, hecho bien explicable si se tiene presente lo dicho por Brooke respecto de la evolución y variación de las cornamentas en los *Cervidae*.

La imprecisión en los límites de los tipos de cuernos, tipos que representan, antes que caracteres, «estadios o etapas de evolución», ha hecho que los taxonomistas buscaran en las cornamentas un carácter de mayor fijeza. Gray y Cameron distinguen en los Ciervos dos grupos de cuernos: cuernos con *rama ocular basal* y cuernos con *rama ocular subbasal*, o sea cuernos con *brow-tine*, propiamente dicha, y cuernos con *subbasal snag*.

Esta diferenciación, basada en la diversa altura de la primera ramificación (*rama anterior*) del cuerno respecto de la base, permitió a Gray, en 1872, separar los ciervos europeos en general de los ciervos americanos: Cameron reprodujo la diferenciación de Gray en 1892 con sus dos subsecciones en los ciervos propiamente dichos, combinándola con los tipos ramificado o bifurcado de los cuernos; así reúne, a los ciervos americanos,

<sup>1</sup> *Andouiller de fer, bez-tine, eisspross.*

<sup>2</sup> *Andouiller moyen, tres-tine, mittelspross.*

<sup>3</sup> *Hindertine, hinterapross.*

los géneros eurasiáticos *Capreolus* y *Elaphurus*; Lydekker adoptó la opinión de Gray y Cameron, hasta en su último cuadro de clasificación de 1915.

Sin embargo, desde 1878, Brooke <sup>1</sup> se había ocupado de esta interpretación y había demostrado la homología de la dicha *brow-tine* con el *subbasal snag*. Pocock ha vuelto a considerar esta distinción de Cameron y la tiene por errónea en razón del paralelismo que se nota en el desarrollo de los cuernos de los típicos grupos elafino y dorcelfino: la única diferencia entre la *brow-tine* del primero y el *subbasal snag* del segundo, estribaría en la posición interna de éste; pero hay que tener bien presente que la típica *brow-tine* también es variable en cuanto a dirección y estructura, hasta en formas muy cercanas. Pocock <sup>2</sup> va más lejos y considera a *brow-tine* y *subbasal snag*, homólogos, como equivalentes al resto del cuerno (*beam*), cuyo tipo primitivo sería pues el bifurcado (*forked*). Esta oposición de la rama anterior inferior a la rama posterior está en contradicción con las opiniones sustentadas por los autores, en particular por Weber, y requeriría investigaciones más completas en todos los grupos de *Cervidae*s.

#### METAPODIOS LATERALES Y HUESOS DE EXTREMIDADES

El modo de reducción de los metapodios anteriores es el criterio esencial que había adoptado Brooke <sup>1</sup> para fundar su clasificación. Los autores que posteriormente se han inspirado en ella, como hemos visto, dieron aún a ese carácter anatómico una mayor preponderancia en la sistemática, dividiendo los Ciervos todos en dos clases, *Plesiometacarpales* y *Telemetacarpales* (fig. 4).

El grado de fusión de los huesos tarsales — navicular, cuboideo y cuneiformes — ha sido utilizado en correlación con aquel otro carácter para constituir el cuadro de clasificación que ofreció Pocock en 1910 y en el cual los Capreolinos y Cervinos, o sea ciervos plesiometacarpales y telemetacarpales, se reparten respectivamente en dos subgrupos, según haya o no haya soldadura del hueso cuneiforme con el naviculo-cuboideo.

Aparte de estos interesantes hechos anatómicos, hemos visto que en las extremidades de los *Cervidae*s se producen otros fenómenos de coosificación y reducción de elementos esqueléticos: la coosificación de los metapodios medianos anteriores y posteriores, la coosificación de los huesos carpales inferiores, la reducción de la ulna y fibula, y su coosificación con el radio y la tibia.

<sup>1</sup> BROOKE, *loc. cit.*

<sup>2</sup> POCK, *On antler-growth of the Cervidae*, etc.

Todos estos caracteres anatómicos, de los que la sistemática ha tratado de sacar partido, responden a un solo hecho: el digitigradismo progresivo que es peculiar del entero grupo de los Ungulados, tanto paraxonios como mesaxonios. Ya he tenido ocasión, al considerar las familias afines a los *Cervidae*, de señalar cómo que iguales fenómenos de reducción y coosificación se observan en *Moschidae*, *Tragulidae* e *Hypertragulidae*; las diferencias que se puede anotar entre estas familias y los *Cervidae* residen únicamente en el diverso grado de evolución de sus extremidades. Es que, como dice Abel <sup>1</sup>, la especialización se ha realizado entre los *Paraxonia* con tan distinta rapidez, que se puede reconocer hasta cinco tipos de reducción digitigrada representados en la fauna actual por *Hippopotamus*, *Sus*, *Dicotyles*, *Cervus*, etc. Corresponden a sucesivos grados de adaptación (*Anpassungsteigerungen*) y representan una serie adaptativa, una *Stufenreihe* pero no una serie filética.

Aparte de la desigual rapidez que se observa en la « reducción adaptativa » de los metapodios, particularmente como consecuencia del progresivo digitigradismo, hay que notar que la reducción de los radios colaterales entre los Artiodáctilos se verifica por diversos modos: o se conserva de ellos un rudimento proximal, o uno distal, o a la vez uno proximal y uno distal. Ejemplos de este diverso comportamiento tenemos en los *Cervidae* telemetacarpeos y plesiometacarpeos y en la familia de los *Gelocidae*, cuyas extremidades anteriores son plesio-telemetacarpeas a la vez. Pareciera que el proceso de reducción comenzara por la diafisis del metapodio, prosiguiendo luego con rapidez desigual en dirección próximo-distal y disto-proximal, obteniéndose así los tipos Tragulino, Gelocino, Cervulino y Moschino. Interesante es también recordar que la rapidez de la reducción adaptativa de los metapodios laterales es también desigual cuando se compara en un mismo grupo las extremidades anteriores con las posteriores, pues, en general, éstas son retardadas en su evolución respecto de aquéllas.

La reducción de los metapodios laterales está en íntima relación con la fusión de los respectivos huesos medianos; es una directa consecuencia de ella y del aumento en tamaño del correspondiente *cannon-bone* resultante. Volviéndose afuncionales los metapodios laterales, se desvin-

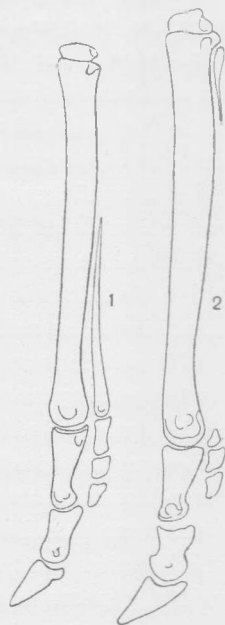


Fig. 4. — Metapodios de ciervos telemetacarpeos y plesiometacarpeos (según Brooke).

<sup>1</sup> O. ABEL, *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*, páginas 236-245.

culan enteramente del mesocarpo y mesotarso. Ha sido ésta una consecuencia del digitigradismo de máxima importancia para la supervivencia de los grupos ungulados, que Kowalewsky distinguió, en razón de las relaciones consiguientes entre los huesos carpales y tarsales, como tipos adaptativo e inadaptativo. La coosificación entre los ciervos de los huesos carpales (*magnum* + *trapezoideum*) y tarsales (*cuboideum* + *naviculare* + *cuneiforme 3 et 2*) pertenece a estos fenómenos indirectos del digitigradismo. Pero, así como la reducción de los metapodios no les es peculiar, tampoco lo es esta coosificación que encontramos en todos los ruminantes en un grado más o menos avanzado: *Hyamoschus*, *Tragulus* en este sentido coinciden con los *Cervidae*.

La fusión de ulna y fibula con radio y tibia respectivamente, después de reducidos aquellos elementos a procesos estiloides, es otro fenómeno que acompaña generalmente al digitigradismo, del mismo modo que la reducción de las falanges. Curioso es, sin embargo, que la reducción de aquellos huesos epipodiales pueda producirse también con desigual rapidez, de tal modo que se les encuentre representados por un elemento completo o por rudimentos proximal o distal (huesos maleolares).

Estos hechos anatómicos, fácilmente observables en los *Cervidae* actuales, pero apenas mencionados para los fósiles por la escasez de huesos de las extremidades bien completos, demuestran que, tanto la reducción de los metapodios laterales como la fusión de los huesos tarsales, entre otros, no son caracteres anatómicos bien fijados y suficientemente precisos como para basar (como lo pretenden los mamalogos en general) una clasificación natural de los *Cervidae*. Como lo hace notar Abel, justamente, géneros muy próximos como *Capreolus* y *Cervus* se comportan al respecto muy diferentemente; y en cuanto a la plesio-telemetacarpia no falta algún tipo cervino intermediario, como ser *Alces*, que viene a demostrar la imprecisión de esos caracteres adaptativos. ¿Qué será de la clasificación de los autores que corrigieron a Brooke cuando se conozca mejor los géneros y especies fósiles de *Cervidae*?

## V

### Sistemática y zoogeografía

Siempre ha llamado la atención de los zoólogos dos hechos de la distribución geográfica de los *Cervidae*: 1° La entera ausencia de esta familia en el continente africano y en el australiano; 2° La casi completa diversidad de las formas americanas en cuanto a las eurasiáticas.

En efecto, ningún Cérvido viviente es oriundo de África o de Austra-

lia. Pero lo que es más interesante aún, es que durante las pasadas épocas geológicas tampoco parece haber existido en esos continentes ninguna especie de ciervo, salvo, en cuanto a África, en aquella porción boreal que estaba en relación con la Europa mediterránea. Este hecho paleozoogeográfico tiene para nosotros, sudamericanos, una gran importancia, pues, de ser indudable, descartaría por completo la hipótesis de una conexión entre África y América durante el neogeno superior, y también la de un origen euroafricano para las faunas sudamericanas de la misma época.

La distribución geográfica actual del grupo cervino sin duda ha influenciado a los sistemáticos. Gray, por el carácter de la glándula metatarsal, trata de separar los ciervos del hemisferio oriental de aquellos del hemisferio occidental; Garrod, por los caracteres de los huesos nasales y del vómer, distingue los ciervos del Nuevo Continente de los del Viejo Mundo: «es evidente, dice (pág. 17), que hay razones anatómicas para separar los Cervidos del viejo de los del nuevo mundo.»

Hemos visto que Cameron, considerando las cornamentas, también busca de diferenciar ambos grupos, aunque lo realiza imperfectamente. En cuanto a Brooke, sus preocupaciones zoogeográficas son evidentes: a ellas sacrifica la unidad de su grupo *Telemetacarpus* que distingue en exclusivamente americanos (*Cariacus*, *Rangifer*, etc.), y holo-neárticos (*Hydropotes*, *Capreolus*, *Alces*).

Los sucesores de Brooke no se han percatado del valor que este autor otorgaba al factor geográfico y no han trepido en hacer abstracción de él (Flower & Lydekker, Lydekker, Pocock, Weber, etc.). Sin embargo, no deja ello de ser un error grave, pues la distribución zoogeográfica es una resultante, muchas veces, de la evolución filética y debe ser tenida en cuenta por la taxonomía. Bien lo viene a demostrar las modernas hipótesis sobre la filogenia de los *Cervidae* que hacen partir los ciervos eurasiáticos y los americanos de orígenes enteramente distintos.

## VI

### Sistemática y filogenia

Actualmente es admitido de ordinario por los paleontólogos que los ciervos del Viejo Continente y los del Nuevo Mundo tienen, en efecto, un origen distinto. Estas ideas filéticas descansan en las investigaciones de Schlosser por una parte, y en las de Osborn, Matthew y otros paleontólogos norteamericanos, por otra; estando los dos troncos respectivos representados por miembros de la subfamilia *Cervulinae* y de la familia *Hypertragulidae*.

Schlosser <sup>1</sup>, para basar la evolución de los verdaderos ciervos (*Cervus* L.), considera como caracteres de los más importantes la forma y estructura del sistema dentario. Hace notar que los ciervos del mioceno medio de Europa <sup>2</sup> (*Cervulinae*) a ese respecto son caracterizados por poseer en la cara interna de la medialuna anterior de sus molares inferiores un pliegue de esmalte, *Palaeomeryx-falte*. En los Cervulinos del plioceno inferior (*Cervavus*) este pliegue se va reduciendo más y más desapareciendo enteramente en las especies más recientes de *Cervus*. Simultáneamente, en las coronas de los dientes molares se ve un aumento continuo de la altura, hasta las especies vivientes. Teniendo en cuenta estos diversos estados de desarrollo, Schlosser llega a reconstruir, por lo menos, dos series filéticas, paralelas, que conducen al género polifilético *Cervus* L., series que desde el mioceno medio han dado origen a los géneros *Palaeomeryx*, *Dicrocerus*, *Cervavus* y *Cervus*.

En la obra de Matthew <sup>3</sup> sobre *Blastomeryx* y los *Hypertragulidae* podemos hallar la síntesis de las opiniones de los paleontólogos del norte sobre la evolución de los ciervos americanos. Desde los *Blastomeryx* del mioceno inferior hasta los géneros actuales, Matthew anota los mismos hechos de reducción de la *Palaeomeryx-fold* en los molares inferiores, como Schlosser en los ciervos asiáticos. Este pliegue es apenas marcado en los *Blastomeryx* del principio del mioceno; en las especies del mioceno superior ya no existe; tampoco en los ciervos del neogeno superior y modernos. Otros fenómenos dentarios de la serie interesan la cara interna de los molares inferiores y las medialunas internas de los premolares que se van complicando poco a poco desde *Blastomeryx* hasta *Mazama*, *Odocoileus* y *Rangifer*. Al propio tiempo se reduce el tamaño de los caninos superiores que, desaparecidos del todo en *Blastocerus* y *Odocoileus*, pueden todavía reaparecer en la dentición de leche.

Otros fenómenos de evolución, según Matthew, vienen a apoyar los que suministra el sistema dentario y a robustecerlos: son aquellos que conciernen la anatomía del cráneo y la de las extremidades, además de los que se van notando en la conformación de las cornamentas y en el tamaño del cuerpo en general. Éste aumenta progresivamente, a la vez que los cuernos se alargan y complican: las especies de *Blastomeryx* son pequeñas y tienen cuernos rudimentarios; las de *Mazama*, igualmente pequeñas, tienen cuernos generalmente sencillos; los *Odocoileus*, de tamaño mayor, llevan cornamentas con 3-5 mogotes.

<sup>1</sup> L. SCHLOSSER, *Die fossilen Säugetiere Chinas*, in *Abhandl. der k. bayr. Akad. der Wissensch.*, II kl., Bd. XXII, Abt. I, Müncher, 1903; y en ABEL, *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*, página 630.

<sup>2</sup> *Dremotherium*, *Amphitragulus*, *Palaeomeryx*.

<sup>3</sup> W. D. MATTHEW, *Osteology of Blastomeryx and phylogeny of American Cervidae*, in *Bull. Amer. Mus.*, XXXIX, 1908.

En el cráneo, los huesos nasales, de largos y estrechos que eran en *Blastomeryx*, se acortan y ensanchan más y más, hasta *Odocoileus*. Para las extremidades, son dignos de atención todos aquellos fenómenos que caracterizan el progresivo digitigradismo: alargamiento de los metapodios, reducción de la ulna, reducción de metacarpos y metatarsos laterales, que, todavía completos en *Blastomeryx*, son reducidos a su extremidad distal en *Mazama*, *Odocoileus* y *Rangifer*.

Matthew considera, pues, en tesis general, que los actuales Cérvidos americanos derivarían de representantes de la familia extinguida de los *Hypertragulidae* (+ *Leptomeryx*, + *Blastomeryx*), representando los géneros *Mazama*, *Fureifer*, *Blastocerus* y *Odocoileus* aproximadamente los diversos estadios de la evolución del grupo. Aunque por lo incompleto de nuestros conocimientos respecto de las formas extinguidas, especialmente las pliocénicas, no se puede todavía trazar una serie genética exacta.

Las ideas emitidas por Matthew han sido aceptadas por el paleontólogo austriaco Abel<sup>1</sup>, quien hasta opina que el género *Mazama* debería de reunirse a los *Hypertragulidae*. Respecto de los términos superiores, la sucesión filogenética no es tan clara, sobre todo en lo que concierne *Rangifer*. Este género, a la par de *Alces*, era considerado erróneamente por Cameron como representante de un tipo primitivo; Pocock combatió fácilmente esta opinión, considerando a ambos géneros como formas especializadas del grupo Dorcelafino o Cariacino, por ser sus cornamentas claramente referibles al *forked-type*. Matthew al respecto no es categórico, pero parece admitir a *Rangifer* entre las formas derivadas de *Mazama*: apoyaría esta opinión la igual osificación del vómer y la telemetacarpia común; en cambio *Alces*, por los mismos caracteres, sería forma aberrante.

Los *phyla* que conducen a los *Cervus* y a *Odocoileus* actualmente, deben haber sido separados desde época muy remota; sin embargo, las innegables semejanzas en ambos han hecho pensar que los antecesores comunes debieron originarse en un común centro de dispersión existente en el norte de Asia, y desde el cual las migraciones se habrían producido en dos sentidos contrarios: hacia Europa para *Palaeomeryx*, *Dicroceros*, *Cervavus*, que tienen representantes fósiles en China, India y Europa; hacia Norte América y, cuando lo permitió la conexión panameña, hacia Sud América, para *Leptomeryx*, *Blastomeryx* y formas cariacinas. Así, pues, la filogenia vendría no solamente a servir de base a la sistemática, sino que también explicaría la peculiar distribución geográfica de los *Cervidae*.

<sup>1</sup> O. ABEL, *Die Stämme der Wirbeltiere*, página 805.

## VII

### Ensayo de clasificación de los Cérvidos

En resumen, la taxonomía de los *Cervidae* se puede fundar en :

- 1° Caracteres externos o morfológicos ;
- 2° Caracteres anatómicos ; unos que pueden considerarse como influenciados por los fenómenos de adaptación, otros que no parecen responder a esa influencia ;
- 3° Motivos de distribución geográfica ;
- 4° Razones filogenéticas.

Al primer acápite corresponden aquellos rasgos que se relacionan con las glándulas cutáneas (metatársica, tarsal, pedal, facial, etc.), mechones de pelos, longitud de la cola. Salvo que influyeran en la estructura del esqueleto, carecen de valor taxonómico por ser así sólo apreciables en las especies vivientes ; además, no tienen, en general, suficiente precisión para permitir una clasificación irreproachable de los Cérvidos.

Entre los caracteres anatómicos, son de evolución o de adaptación aquellos que se relacionan con las extremidades, los caninos superiores y molares, y las cornamentas. La plesio-telemetacarpia carece de fijeza y parece llevar a resultados contradictorios cuando se la aplica exclusivamente. Los caninos superiores, cuando bien desarrollados, indicarían la *primitiveness* de las especies respectivas (*Cervulinae*) ; pero no es suficiente por sí sólo ese carácter para separar o acercar los géneros más evolucionados. Los molares no dan tampoco en ese último caso resultados apreciables. En cuanto a las cornamentas, su diverso desarrollo indica más bien estadios de evolución en cada grupo — estadios que hay que apreciar con mucha amplitud — que un parentesco filogenético, como lo admitía especialmente Cameron.

El grado de la articulación premaxilo-nasal no tiene mayor valor que los precedentes caracteres anatómicos por su imprecisión y su gran variabilidad (valor específico, muchas veces). Los otros caracteres craneanos secundarios necesitarían ser estudiados con mayor atención.

El único carácter de esa especie que parecería francamente aceptable es el de la completa osificación, o incompleta, del vómer que propiciara Garrod como correspondiendo casi exactamente con la distribución geográfica de los *Cervidae* actuales y con otros rasgos morfológicos y anatómicos. En mi opinión, este carácter que podría retenerse como substraído a la influencia de los fenómenos de adaptación, pues la adaptación no puede interpretar sus variaciones constantes en todos los géneros y especies, cualesquiera sean su desarrollo y su edad, debe considerarse

para los Cérvidos como primordial, y debe servir de guía para la taxonomía de las especies vivientes. Esperemos que futuras investigaciones en la formas fósiles demuestren su verdadero valor taxonómico.

De acuerdo con la osificación del vómer (fig. 2), en correlación con los caracteres osteo-morfológicos de las extremidades, de los caninos superiores y del premaxilo-nasal, se puede construir el cuadro sistemático siguiente:

A. *Cervinae* propiamente dichos (Ciervos euro-asiáticos).

1. Vómer incompletamente osificado (sin lámina vertical).
2. Plesio o telemetacarpia.
3. Mechón de pelos del metatarso, cuando existente, proximal.
4. Caninos superiores en forma de defensas, o hasta nulos.
5. Premaxilar generalmente articulado con el nasal.

B. *Neocervinae* (Ciervos americanos).

1. Vómer completamente osificado (con lámina vertical).
2. Telemetacarpia.
3. Mechón de pelos metatarsal, distal o inexistente.
4. Caninos superiores nunca en forma de defensas, o nulos.
5. Premaxilar generalmente no articulado con el nasal.

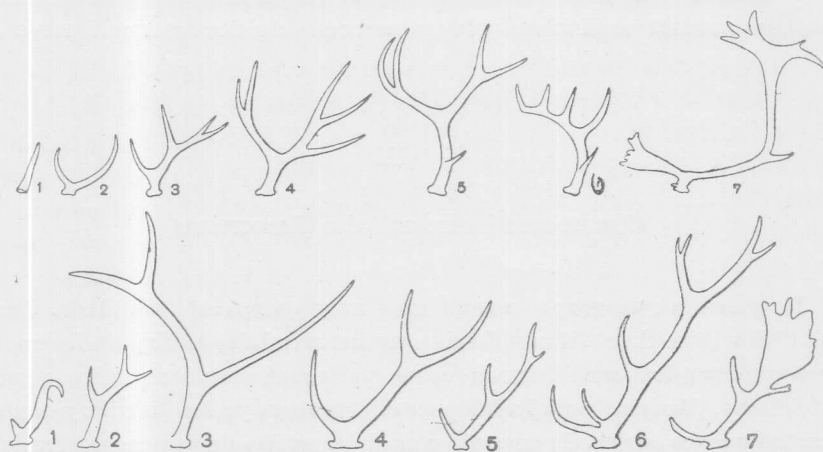


Fig. 5. — Cornamentas de *Cervinae* y *Neocervinae*. Serie superior : 1, *Mazama*; 2, *Hippocamelus*; 3 y 4, *Blastocerus*; 5 y 6, *Odocoileus*; 7, *Rangifer*. Serie inferior : 1, *Cervulus*; 2, *Capreolus*; 3, *Elaphurus*; 4, *Rusa*; 5, *Pseudaxis*; 6, *Cervus*; 7, *Dama* (según Brooke).

Dentro de cada uno de estos grupos que propongo, puédesse diferenciar los géneros respectivos por alguno que otro carácter: fusión de huesos tarsales, desarrollo del sistema glandular, etc. Pero sin duda los caracteres de mayor importancia han de ser (hasta que investigaciones sobre el sistema dentario y la osteología craneana no se hayan realizado en numerosos ejemplares) los que suministran las cornamentas por su tamaño y complicación crecientes (fig. 5).

Considerando los cuatro tipos que hemos mencionado al discutir este criterio de clasificación y teniéndolos por «estadios de evolución», podemos demostrar el paralelismo de ambos grupos dentro de su evolución filogenética distinta :

|                                                  | CERVINAE                                                 | NEOCERVINAE                          |
|--------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------|
| Sin cuernos .....                                | + <i>Amphitragulus</i>                                   | + <i>Blastomeryx</i>                 |
| Cuernos sencillos .....                          | <i>Elaphodus</i>                                         | <i>Mazama</i>                        |
| — bifurcados.....                                | <i>Cervulus, Elaphurus,</i><br>+ <i>Dicroceros, etc.</i> | <i>Hippocamelus</i>                  |
| — dicotómicos .....                              | <i>Hyelaphus, Rucervus</i>                               | <i>Blastocerus</i>                   |
| — dicotómico-ramificados, o<br>ramificados ..... | <i>Capreolus, Dama</i><br><i>Cervus, Alces</i>           | <i>Odocoileus</i><br><i>Rangifer</i> |

Bien entendido que con estas series evolutivas, en cierto modo adaptativas (*Stufenreihen, Anpassungsreihen*), no tengo la pretensión de construir la filogenia de los ciervos del Viejo Mundo y del Nuevo Continente, sino de llenar los claros respectivos que han dejado todavía los pobres documentos paleontológicos de que disponemos en la actualidad.

Veamos ahora los caracteres diferenciales que corresponden según los autores a nuestros distintos géneros actuales de ciervos americanos.

## VIII

### Ciervos americanos actuales (*Neocervinae*)

Representan un grupo mamalógico muy compacto, sin duda. Como ha dicho Lydekker <sup>1</sup>, han sido siempre un *stumbling-block* para los zoólogos que, ya los consideraron como pertenecientes a un único género (*Cariacus, Mazama*) subdividido en subgéneros, ya los distribuyeron en cuatro o cinco series, de acuerdo con el desarrollo de sus cornamentas.

Brooke admitía dos géneros tan sólo: *Cariacus* (subgéneros *Cariacus, Blastocerus, Furcifer, Coassus*) y *Pudu*. True aislaba a *Coassus* como grupo aparte. Hoy predomina la tendencia de considerar a cada subgénero como género especial, como lo indican Pocock y Lydekker. Éste último en su obra póstuma cita los seis géneros siguientes, ordenados según la evolución progresiva :

<sup>1</sup> R. LYDEKKER, *Horns and Hoofs*, London, 1893.

**MAZAMA** Rafinesque 1817

Syn : *Subulo* Smith; *Coassus* Gray; *Nanelaphus* Fitzinger, etc.

Vómer completo y metacarpos laterales telemetacarpeos.

Cráneo semejante al de *Odocoileus* y *Blastocerus* pero algo diverso en razón de las menores proporciones, especialmente por el perfil facial menos arqueado. Los caninos superiores, no siempre desarrollados: se suelen presentar ocasionalmente en los individuos masculinos de edad avanzada. Los molares presentan a menudo columnas accesorias. Las fosas lacrimales son variables en cuanto a profundidad; igualmente los premaxilares, triangulares, en cuanto a longitud, pues según las especies, articulan ellos, o no, con los correspondientes huesos nasales.

Los cuernos son muy sencillos, en forma de daga, sin ramificación, y no suelen exceder en longitud la mitad de la cabeza.

Las especies de *Mazama* son numerosas — una docena — y se distribuyen desde Guatemala por todo el continente americano austral hasta la zona templada (sur del Brasil, Paraguay, etc.).

**PUDU** Gray 1850

Syn : *Pudua* Garrod; *Nanelaphus* Fitzinger, etc.

Este género coincide en sus caracteres generales, principalmente en el cráneo y metacarpos, con *Mazama*, aunque sus especies son aún más pequeñas (del tamaño de una liebre). Presenta, sin embargo, peculiaridades en la estructura de los premaxilares: articulan o no sus *rami ascendentes* con los nasales; en la de su fosa lacrimal, que es desarrollada o no, de acuerdo con la presencia o ausencia de la glándula facial respectiva; en la de su primer incisivo inferior, que es mucho más grande, o no, que el vecino segundo. Los molares carecen de columna accesoria y faltan los caninos superiores. En el tarso, se suelda en *Pudu* el ectocuneiforme con el navículo-cuboideo. Los *cannon-bones* son enteramente cortos.

Las cornamentas, como en *Mazama*, tienen forma de daga indivisa, pero son diminutas.

De acuerdo con la morfología de la fosa lacrimal, del incisivo 1 y de los premaxilares, se reparten las dos especies andinas (Chile y Ecuador), *P. pudua* y *P. mepisthophiles*, en los subgéneros *Pudu* y *Pudella*.

**HIPPOCAMELUS** Leuckart 1816

Syn : *Furcifer* Wagner; *Xenelaphus* Gray; *Anomalocera* Gray; etc.

Vómer completo, formando un septum que divide los *choanae* posteriores; telemetacarpeos.

Cráneo : fosa lacrimal profunda, pero de extensión moderada. Ramos ascendentes de los premaxilares articulados con los nasales. Incisivos centrales excediendo ligeramente en tamaño a los incisivos vecinos; caninos superiores de ordinario desarrollados en ambos sexos (no son constantes).

Cuernos del largo de la cabeza, de estructura dicotómica sencilla : un poco arriba de la base, o de ella, nacen a ángulo recto dos ramas desiguales, la anterior algo más delgada y corta <sup>1</sup> que la posterior, ambas encorvadas, sobre todo la anterior. A veces, y con cierta frecuencia, los cuernos son anómalos y presentan algunas ramificaciones accesorias que pueden darles un aspecto enteramente distinto (*Xenelaphus* Gray).

Se suele admitir en este género andino dos especies, principalmente caracterizadas por la posición de la horqueta de los cuernos, algo distanciada de la base o no : son *H. bisulcus* (Mol.) — syn. *H. chilensis* Gay & Gervais — y *H. antisensis* d'Orb. <sup>2</sup>.

**BLASTOCERUS** Sundevall 1844

Syn : *Blastoceros* Fitzinger; *Ozotoceros* Ameghino; etc.

Con vómer completo y subdividiendo los *choanae* posteriores; telemetacarpeos.

Cráneo muy semejante al de *Odocoileus*, por lo menos en sus rasgos esenciales; la fosa lacrimal, profunda; los incisivos centrales son igualmente algo espatulados y más desarrollados que los laterales. Los caninos superiores, generalmente presentes en el ♂.

Cuernos relativamente grandes, algo mayores en longitud que la cabeza y bastante complexos en estructura; irregularmente dicotómicos, las ramas anterior y posterior (*beam*) son desiguales en tamaño, aquélla siempre menor que ésta; en los adultos, ambas se suelen bifurcar, la posterior siempre, la anterior con menos frecuencia, dando lugar a 3-4-6 mogotes.

Este género, que difiere de *Odocoileus*, además, por la longitud de la cola, siempre corta, admite dos únicas especies, *Bl. dichotomus* (Illig.) y

<sup>1</sup> Brooke dice lo contrario.

<sup>2</sup> Ver el trabajo del doctor R. DABBENE, *Sobre la existencia del huemul*, etc.

*Bl. bezoarticus* (L.) propias de Sud América, distribuídas entre las Guayananas y el norte de la Patagonia.

*Bl. dichotomus*, más conocido por *Bl. paludosus* Desm., preséntase con cuernos grandes y rugosos, con ambas ramas principales generalmente subdivididas más de una vez y la posterior mayor que la anterior.

*Bl. bezoarticus* (L.), o sea *Bl. campestris* F. Cuv., menor en tamaño, tiene cuernos de estructura más sencilla: la rama anterior u ocular es indivisa, la posterior dos o tres veces bifurcada, siendo tres a cuatro el total de los mogotes, de ordinario.

### ODOCOILEUS Rafinesque

Syn : *Cariacus* Lesson; *Mazama* H. Smith; *Macrotis* Wagner;  
*Dorcelaphus* Lydekk.; *Eucervus* Gray; etc.

Con vómer completamente osificado y dividiendo los *choanae* posteriores en dos cámaras; telemetacarpeos.

Cráneo alargado y estrecho, con fosa lacrimal moderada, más o menos profunda y el vacío preorbitario muy grande. Caninos superiores no desarrollados; los molares a veces provistos de pequeñas columnas accesorias; los incisivos centrales ligeramente espatulados.

Cuernos grandes, pero no excediendo en mucho la longitud de la cabeza, soportados por cortos pedículos y formando un marcado ángulo con el plano mediano de la cara. Cuando enteramente desarrollados, son ramificados dicotómicamente, o no: una rama anterior (*subbasal snag* o rama ocular), corta y erecta, nace a breve distancia de la base, en la cara ántero-interna del cuerno; la rama posterior (*beam*), mucho más desarrollada, es encorvada hacia adelante y lleva en su cara posterior, convexa, uno o más mogotes generalmente sencillos y erectos. Según el aspecto, no dicotómico o dicotómico de los cuernos, Brooke admite dos grupos de *Odocoileus*, cuyos representantes típicos son el *O. virginianus* y el *O. hemionus*; este tipo del ex género *Eucervus*. Las especies correspondientes se distribuyen por toda América del Norte; por el sur alcanzan hasta el Perú, Bolivia y Brasil, incluyendo un gran número de variedades locales o razas, reconocibles especialmente por la diversa estructura de sus cuernos (en algunas reducidos a sencillas dagas) y el variable color de su pelaje.

### RANGIFER H. Smith

Syn : *Tarandus* Billb.; *Procervus* Blainv.; etc.

Con vómer completamente osificado; telemetacarpeo.

Cráneo con fosa lacrimal mal definida y vacío preorbitario relativa-

mente grande. Nasales bien desarrollados. Caninos superiores presentes en ambos sexos; molares braquiodontes, con el tercer lóbulo posterior del M<sub>2</sub> abortado.

Cornamentas grandes, complejas, generalmente con algunos de los mogotes palmeados, de tipo ramificado; la rama anterior, a veces multifurcada, nace a corta distancia de la base, en la cara ántero-externa del cuerno; la posterior o principal, encorvada, lleva una *hinder-tine*, en donde suele formar un codo pronunciado, y por lo demás, o es pobre en ramificaciones o las lleva abundantes en su cara póstero-superior (*R. tarandus montanus*), terminando por una *palmation* multidigitada. Ambos sexos llevan cuernos.

Se considera representado por una especie, *R. tarandus* L., con 10 variedades, cuya distribución abarca el norte de ambos hemisferios.

Las respectivas especies de los ciervos americanos son relativamente escasas, pero en cambio las variedades son de las más abundantes y tan íntimamente aliadas, que es muy engorroso hallar entre ellas caracteres diferenciales; a tal punto que, según los especialistas, la tarea de determinación específica de individuos aislados es casi imposible, si faltan exactos datos geográficos. Una de las especies, a ese respecto más notable, es el *Odocoileus virginianus* que admite más de veinte variedades o razas diferentes, en las cuales los cuernos pasan del tipo dicotómico-ramificado normal al tipo sencillo, en forma de daga. Cuvier, en sus *Ossements fossiles* ya había hecho remarcar la notable variabilidad de esa especie o de la vecina *O. hemionus*. No insistiremos por el momento en ello.

## IX

### Neocervinae fósiles

Recapitulando nuestro bosquejo cronológico de los hallazgos de restos fósiles de Cérvidos en Sud América, podemos dividir los trabajos publicados desde las primeras noticias de Lund hasta el momento actual en dos series: la primera, en que las formas son descritas como pertenecientes al género *Cervus* L. *sensu lato*; la segunda, en que los autores ensayan de referir las diversas especies a los géneros actuales o a ciertos géneros extinguidos (véase el cuadro adjunto).

#### A. *Cervus sensu lato*

1830. Lund: *C. aff. campestris*, *aff. paludosus*, *aff. simplicicornis*, *aff. rufus* (de las cavernas de Lagoa Santa).

1857. Bravard : *C. magnus* (= *C. paludosus* seg. Burm.), *diluvianus*, *pampaicus* (= *C. campestris* seg. Burm.) *entrerrianus* (de la formación de la Pampa y Paraná).
1864. Burmeister : *C. paludosus*, *campestris* (del diluvium pampeano).
1880. Gervais & Ameghino : *C. dubius*, *tuberculatus*, *brachyceros*, *mesolithicus* y otros ya citados (del pampeano de Buenos Aires y Tarija).
1880. Ameghino : *C. pampaicus*, *campestris*, *magnus*, *diluvianus*, *entrerrianus*, *dubius*, *tuberculatus*, *brachyceros*, *aff. simplicicornis*, *mesolithicus*, *rufus* (del eolítico y paleo-mesolítico de la Argentina).
1881. Wolf : *C. chimborassi*, *riobambensis* (del Ecuador).
1885. Branco : *C. aff. chilensis*, *aff. capreolus?*, *aff. dama?*, *aff. elaphus?* (de Punin, Ecuador).
1887. Lydekker : *C. rufus*, *simplicicornis*, *nemorivagus*, *pudu* (de las cavernas de Minas Geraes).
1888. Ameghino : *C. fragilis*, *ensenadensis*, *azpeitianus*, *brachyceros*, *lujanensis*, *palaeoplatensis*, *sulcatus*, *seleniticus*, *ultra*, *avius* (de la formación pampeana y Monte Hermoso).
1888. Moreno : *C. patachonicus*, *minor*, *intermedius*, *tapalquenensis* (del pampeano de Buenos Aires y Monte Hermoso).
1902. Ameghino : *C. percultus*, *tuberculatus* (del pampeano de Tarija).

*B. Cariacus* (= *Mazama*, *Subulo*) *sensu lato*.

1891. Lydekker : *C. brachyceros*, *azpeitianus*, *fragilis*, *ultra*, *seleniticus*, *campestris*, *paludosus*.
1898. Lydekker : *M. brachyceros*, *fragilis*, *ultra*, *seneliticus* (sic).
1906. Winge : *S. campestris*, *paludosus*, *simplicicornis*, *rufus*.

*Cervus sensu stricto*, *Blastocerus*, *Paraceros*, etc.

- 1889-1906. Ameghino : *Cervus* (= *Odocoileus*) *brachyceros*, *lujanensis*, *palaeoplatensis*, *latus*, *tuberculatus*. *Paraceros* *ensenadensis*, *fragilis*, *vulneratus*, *avius*. *Blastocerus* (= ? *Odocoileus*) *azpeitianus*, *paludosus*, *campestris*. *Antifer* *ultra*. *Hippocamelus* (= *Furcifer*) *sulcatus*, *seleniticus*, *bisulcus*, *Epieuryceros* *truncus*. *Mazama* (= *Coassus*) *rufa*, *nemorivaga*, *rufina*, *mesolithica*.
1904. Roth : *Coassus* *entrerrianus*.

En un primer período que se extiende desde 1830 hasta 1888, hanse descrito unas dos docenas de especies por Lund, Bravard, Gervais y Ameghino, Wolf, Branco, Lydekker. En un segundo período este número aumenta en poco gracias a los esfuerzos de Ameghino, de Lydekker, de Roth, etc., pero es sobre todo interesante la distribución que de todas ellas hace Ameghino en seis-siete géneros. Vamos a examinarla previamente, pues discutir el valor propio de esos géneros es nuestro principal objeto.

Hemos visto que, haciendo abstracción de las pequeñas formas de *Mazama*, Lydekker ha opinado que los Ciervos fósiles sudamericanos eran representantes extinguidos o no, y, cuando extinguidos aliados, de las especies vivientes del género *Cariacus* (= *Blastocervus* = *Mazama*) *sensu lato*. Para adelantar esta opinión, Lydekker <sup>1</sup> cree que los cuernos de todas las formas descritas por Ameghino pertenecen o derivan de un solo tipo estructural, el dicotómico, propio de los Cariacinos. En 1894, Ameghino parecía plegarse a esa opinión tan categórica del célebre paleontólogo inglés, pero en definitiva volvió más tarde a su primera idea de la multiplicidad de los géneros entre los Cérvidos sudamericanos.

Personalmente, creo que Ameghino haya tenido razón, pero desgraciadamente los nuevos géneros que ha creado fueron basados en caracteres insuficientes o erróneos: ejemplos de ello son *Antifer* y *Epieuryceros*, ambos representados por fragmentos de cuernos que se caracterizan sobre todo por su considerable talla y por su excesivo ensanchamiento y achatamiento. A falta de mayores restos de *Epieuryceros truncus*, especie que no puedo discutir con mayor dedicación, por no permitirlo la figura respectiva de los *Mamíferos fósiles* (pl. 38, fig. 1), creo que ese género puede pasar sin dificultad a la categoría de sinónimo de *Antifer*, como lo proponía Lydekker desde 1891, considerando a *Antifer* como género vecino del *Blastocervus* actual.

Dos ejemplos de erróneas diagnosis nos ofrecen en cambio los géneros *Cervus* Ameghino *nec* L. y *Paraceros* Ameghino. El primero se diferencia del segundo, en sus cornamentas igualmente ramificadas (por más que Ameghino diga lo contrario), por tener el mogote anterior *basal* y no *subbasal*. Hemos visto que es éste un carácter muy variable, hasta en un mismo género, y que en opinión de los modernos sistemáticos carece de valor taxonómico. Por eso mismo quizá, había creído conveniente Trouessart <sup>2</sup>, de reunir ambos grupos bajo la denominación de *Odocoileus*, aunque sin duda esta interpretación sea también errónea, pues se funda tan sólo en la mayor complicación que este género del norte presenta en sus cornamentas cuando se le compara con las formas sudamericanas actuales.

El doctor Ameghino se equivocó cuando creyó que el género *Cervus* podía haber existido en Sud América durante el plioceno y el pleistoceno; también se equivocó cuando creyó poder diferenciar dos géneros en formas esencialmente semejantes como lo son *Paraceros fragilis* y *Cervus brachyceros*, *lujanensis*; pero estaba en lo cierto cuando sostenía que ni una ni otra podían corresponder a las especies conocidas de Amé-

<sup>1</sup> R. LYDEKKER, *Paleontologi argentin*, *Anales del Museo de La Plata*, 1893.

<sup>2</sup> TROUESSART, *Catalogus mammalium et supplementum*, 1898-1904.

rica por la evidentemente mayor complicación de sus cornamentas. Lo demuestra, a mi modo de ver, todo el material fósil depositado en el Museo de La Plata y en parte aprovechado por Lydekker durante su breve estada de 1891.

Las futuras investigaciones paleontológicas sobre la fauna pampeana han de demostrar acabadamente la íntima relación de esas formas extinguidas de *Cervus* = *Paraceros*, que reconoció el doctor Ameghino desde 1888, con los *Neocervinae* americanos actuales. Por el momento nuestro material se reduce casi exclusivamente a cornamentas, molares y trozos del cráneo, que no son suficientes para afirmar la existencia en ellos de los rasgos característicos para el grupo <sup>1</sup>.

Sin embargo, y fundándome en que la especie típica de *Paraceros*, que es *P. ensenadensis* Ameghino 1888, pertenece sin duda a un *Blastocerus*, me permito proponer la creación de un género nuevo — que comprende casi todas las formas extinguidas de ciervos sudamericanos con cornamentas ramificadas, — el cual denominaré, en honor del fundador de este Museo, *Morenelaphus*, eligiendo para tipo del mismo la notable pieza descubierta en Tapalquen, designada por el mismo doctor Moreno en 1888 como *Cervus tapalquenensis*, y referida por Ameghino y Lydekker al *Cervus brachyceros* Gervais & Ameghino 1880.

El nuevo género *Morenelaphus* representaría el término superior de la evolución de la serie neocervina, con sus cornamentas francamente ramificadas. Un grupo intermediario entre él y *Blastocerus* lo constituiría otro nuevo género caracterizado por sus cuernos redondeados, dicotómico-ramificados, el género *Pampacocervus*, distinto de *Antifer* Ameghino.

Aparte de estos géneros extinguidos, exclusivamente basados en cuernos enteros o casi enteros, existe en la fauna pampeana restos de los actuales *Mazama*, *Hippocamelus* y *Blastocerus*; la determinación genérica de las respectivas especies no ofrece ninguna dificultad, por lo menos para aquellos restos que han estado a mi alcance en nuestras colecciones: son ellas el *Hippocamelus sulcatus* y *seleniticus* Ameghino, *Blastocerus azpeitianus* Ameghino, *paludosus* Desm., *campestris* Cuv., y *Paraceros ensenadensis* Ameghino el que, reducido a un trozo basal de cuerno, coincide casi completamente con la misma parte del cuerno de *Bl. dichotomus* Illig. actual.

<sup>1</sup> En el cráneo incompleto de *C. lujanensis* Ameghino, figurado en 1893 (*Anales del Museo de La Plata*, II, lám. XXX), el vómer ha sido quebrado en su base, pero por lo que queda de la región, casi me atrevería a asegurar que ese hueso fué más desarrollado que en los ciervos euroasiáticos.

Las respectivas especies han sido descritas con mucho cuidado por el doctor Ameghino en los *Mamíferos fósiles* <sup>1</sup>. Posteriormente Lydekker <sup>2</sup>, revisando el material original de nuestro paleontólogo, ha creído deber reducir las formas ameghinianas a siete y luego a cuatro especies. A este efecto, a unas formas las considera como anómalas y a las demás como variaciones de otras descritas, extinguidas o vivientes.

Lydekker tiene muchas veces razón, sin duda, pero el material fósil de que disponemos es tan escaso que hay que mostrarse muy cauto antes de afirmar ciertas sinonimias.

En las especies vivientes, la variabilidad de las cornamentas es bien conocida. En 1878, Brooke había notado una constante tendencia en ellas a la variación; como él lo dice muy claramente, no hay dos cuernos de ciervo que sean exactamente iguales. Pero las variaciones no son solamente *individuales*, sino que se pueden transmitir y fijar por herencia: por este hecho se explicaría la aparición de variaciones *raciales* y hasta de ciertas variaciones *específicas*.

Entre las variaciones *individuales* una de las más frecuentes es la que tiene su origen en la edad del respectivo animal; deciduas, las cornamentas de los ciervos caen cada año y son reemplazadas por nuevos apéndices más complicados (dentro de ciertos límites) que los precedentes. Bien conocida al respecto es la evolución progresiva de los cuernos del *Cervus elaphus* europeo (fig. 3, n° 10); para nuestras formas aborígenes encontramos en las obras de Burmeister <sup>3</sup> algunos datos sugerentes. *Cervus paludosus*, dice este autor en la *Description physique*, tiene en el segundo año una sencilla daga; en el tercer año, dos ramas casi iguales; en el cuarto año, tres o cuatro mogotes, según se hayan subdividido ambas ramas o solamente la anterior; ulteriormente, cada una de las ramas principales adquiere una tercera ramificación inferior, de modo que el cuerno puede llevar 5-6 ramificaciones, que es su número máximo (en general los mogotes alcanzan a 4).

No solamente hay diversidad en cuanto a número de mogotes de un individuo a otro, sino que en el mismo individuo la asimetría de los cuernos es muy común. El mismo Burmeister nos dice a este respecto para *C. paludosus* adulto, que cuando un cuerno lleva 5-6 mogotes, el otro siempre trae un número menor; igual cosa pasa con *C. campestris* en donde el número normal de mogotes, tres, puede alcanzar en una

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*, páginas 384-396, planchas XXXVI-XXXIX.

<sup>2</sup> LYDEKKER, *Paleontología argentina, Ungulados*, en *Anales del Museo de La Plata*, 1893.

<sup>3</sup> G. BURMEISTER, *Description physique de la République Argentine*, tomo III (mamíferos), página 460, y *Ueber Equus bisulcus* Mol. in *Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte*, página 19, 1875.

de las cornamentas a cuatro o cinco. Estas variaciones, también señaladas en nuestras especies argentinas por Lydekker, dependen de la diversa bifurcación de las ramas anterior o posterior, a veces también de la aparición de mogotes accesorios que nacen a diversa altura del cuerno. Cuanto más complicado el cuerno, más frecuentes son las variaciones respectivas (ej. *Odocoileus virginianus*).

Otro grupo de ciervos en que las cornamentas están sujetas a una extrema variabilidad, quizá individual, quizá también racial, es el géne-

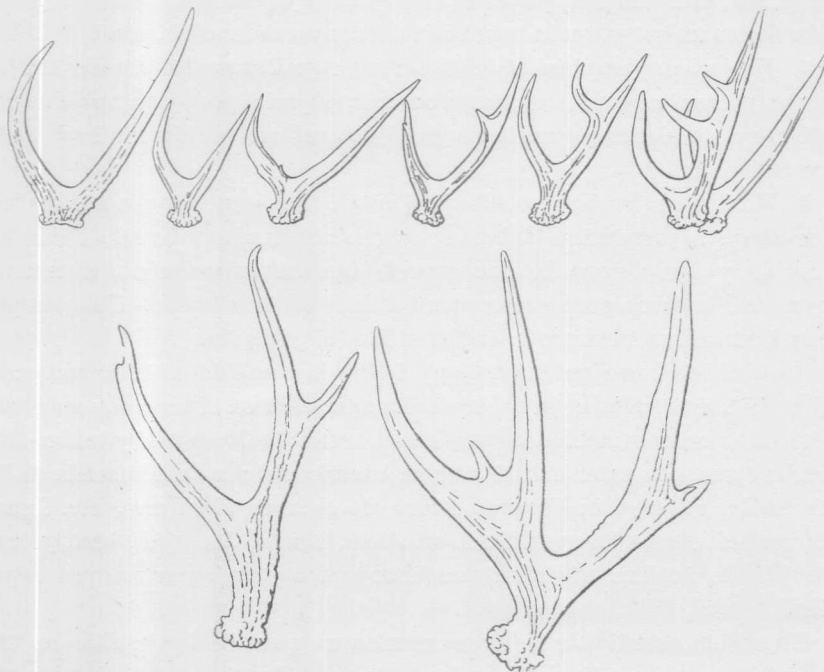


Fig. 6. — Variaciones individuales en cornamentas de *Hippocamelus chilensis* y *Blastocerus paludosus*

ro *Hippocamelus*. De las colecciones zoológicas de nuestro Museo, sin embargo relativamente pobres en material de ese género, he elegido una serie de cuernos del huemul chileno, las cuales ilustran suficientemente el grado de variabilidad de esa especie y de *Blastocerus paludosus* (fig. 6). Permitáseme recordar el hecho que Gray creyó deber fundar un nuevo género, *Xenelaphus*, sobre los cuernos de un *Hippocamelus antisensis* extraordinariamente desarrollados. Goeldi ha llamado la atención sobre hechos semejantes en los ciervos del Brasil <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> E. A. GOELDI, *Estudos sobre o desenvolvimento da armação dos veados galheiros do Brasil* (*Cervus paludosus*, *C. campestris*, *C. Wiegmanni*), en *Memor. do Museu Goeldi*, III, Río de Janeiro, 1902.

Las especies fósiles no demuestran ser menos variables que las actuales. Estudiando abundantísimos restos del *Cervus euryceros* procedentes del *diluvium* de Turingia, en 1892 Hans Pohlig <sup>1</sup> pudo clasificar las «desviaciones» en la forma de las cornamentas en el modo siguiente :

1. *Deformaciones* o *monstruosidades* : son las manifestaciones de carácter patológico que aparecen sobre todo en los cuernos de los individuos viejos o debilitados.

2. *Anomalías* : a ellas corresponden aquellas variaciones accidentales, raras, individuales, pero no patológicas, que consisten en la duplicación de los mogotes, en la aparición de ramas accesorias, etc.

3. *Variaciones propiamente dichas* : son aquellos modos de desarrollo que se presentan constantemente en cada especie pero que no se explican por aislamiento geográfico o geológico, ni son debidas a hechos de domesticación.

4. *Variaciones raciales*, o *subespecíficas*, lo son aquellas constantes variaciones que justamente deben su origen a aislamiento local o a domesticación, y que dentro de una especie son, en su principio al menos, insuficientes como para crear una forma específica nueva. Un ejemplo muy instructivo, siempre lo es *Odocoileus virginianus*.

Para el *Cervus elaphus antiqui*, Pohlig ha podido señalar un gran número de anomalías : se refiere a la aparición en el *beam* de mogotes accesorios más o menos desarrollados, entre la *brow-tine* y la *bez-tine* (hecho frecuente en el actual *Cervus canadensis*) ; a la dicotomía de la misma *brow-tine*, a la diversa altura de ésta en el cuerno, etc. Igua-les variaciones se han verificado en *Alces*, *Dama*, *Rangifer*, etc., y han servido de fundamento a autores inexpertos para crear nuevas especies.

Un atento estudio de las cornamentas es pues indispensable en las especies actuales y lleva, cuando se trata de las formas fósiles, a considerar con mucha circunspección toda creación de nuevos nombres, principalmente a base de material tan incompleto y escaso como el nuestro.

Un ejemplo, sin duda, de monstruosidad nos ofrece, entre las especies sudamericanas, el trozo de cuerno que Ameghino bautizó con el nombre de *Cervus palaeoplatensis* ( lám. I, fig. 10 ); en sus otros caracteres corresponde al *Cervus lujanensis*, y a esta especie lo refirió Lydekker, con razón, desde 1893.

Un ejemplo de anomalía me parece constituir la especie *Cervus latus*, representada por un trozo de cuerno ( lám. XXXVII, fig. 6 del *Atlas*

<sup>1</sup> H. POHLIG, *Die Cerviden der thüringischen Diluvial — Travertines mit Beiträge über andere diluviale und recente Hirschformen. Palaeontographica*, XXXIX, páginas 215-263, Taf. XXIV-XXVII, 1892.

de los Mamíferos fósiles) que Ameghino parece diferenciar esencialmente por la posición basal de la primera ramificación (fig. 1, n° 4); podría referirse al *Cervus brachyceros* o al *Cervus lujanensis* del mismo autor, quizá al primero antes que al segundo, pero con piezas tan incompletas como ésta, mal se puede reconocer especies. Este último argumento es válido para *Paraceros arinus*, tan pobremente representado por trozos de cornamentas que dejan sólo pensar en su posible ubicación en el género *Blastocerus* (fig. 1, n°s 2 y 3).

Otro ejemplo de anomalía podría darse con *Blastocerus azpeitianus*, que solamente difiere del *Bl. dichotomus* actual, según Lydekker (quien ha respetado esta especie de Ameghino), por la diversa dirección de las ramificaciones de sus cuernos; Ameghino insistía más bien en su aspecto liso y en la forma aplastada de la bifurcación basal (lám. I, fig. 9) Difícilmente ha de subsistir esta especie en la nomenclatura paleontológica; lo mismo sucede con *Paraceros vulneratus* y *Paraceros ensenadensis*, evidentemente pertenecientes ambas al género *Blastocerus*, y quizá equivalentes al *Blastocerus dichotomus* Illig. viviente, no obstante sus posibles diferencias de tamaño con esa especie; los otros caracteres existentes en esos trozos de cuerno, sin la menor duda son insuficientes para fundar especies; ni siquiera bastarían para reconocer variedades (lám. I, figs. 6 y 7).

Un tercer caso de anomalía pareceme representado por *Hippocamelus seleniticus* respecto de *H. sulcatus* Amegh., si es que ambas especies no deberán más adelante ser consideradas como meras sinónimas del *H. chilensis* actual (lám. I, figs. 1 y 6). Lydekker ha creído oportuno identificar ambas especies fósiles; el mismo hecho de separar hoy día *H. chilensis* de *H. antisensis* por la diversa altura, encima de la base, de la bifurcación del cuerno queda, cuando se compara un material suficientemente abundante, completamente desvirtuado.

Ya hemos visto a qué discusiones entre Ameghino y Lydekker ha dado lugar el trozo de cuerno tipo de *Epieuryceros truncus* que aquél considera como un cuerno casi entero y sencillo, y éste como trozo basal del cuerno de *Antifer ultra*. Este problema, mientras no se disponga de una pieza más completa, será insoluble. A igual indecisión obligan las especies como ser *Cervus tuberculatus*, *Cervus dubius*, *Cervus percultus* de Ameghino y los *Cervus patachonicus*, *intermedius* y *minor* de Moreno, fundadas aquéllas en molares sumamente gastados y las últimas en trozos exigüos de cuernos y restos del esqueleto, pues es absolutamente imposible referirlos a ninguna de las especies válidas descritas en cornamentas. No se puede decir otra cosa de la especie de *Mazama*, *M. mesolithica*, que Ameghino considera diversa por su talla de las actuales, pero que desgraciadamente está sólo representada hasta la fecha por una rama mandibular con tres molares.

En 1880, Gervais y Ameghino <sup>1</sup> describieron como *Cervus brachyceros* un insignificante trozo basal de cuerno (fig. 1, n° 1) que consideraban no obstante como casi completo y formado por una ramificación anterior y una rama posterior muy corta. En 1888, Ameghino <sup>2</sup> identificó con esta problemática especie un cuerno con rama principal larga, aplastada y encorvada, provista de un mogote ocular trifurcado (lám. I, fig. 5). Esta identificación es verdaderamente errónea; igualmente la que él adoptó en 1889 en cuanto a otro trozo de cuerno con una rama principal y tres ramificaciones anteriores. Sin embargo, Lydekker <sup>3</sup>, en 1893, aceptó estas identificaciones y la de *Cervus tapalquenensis* Moreno, admirablemente representado por un cuerno de 70 centímetros de longitud (lám. II, fig. 1). Personalmente rechazo absolutamente ambas identificaciones de mis predecesores, pues la pieza típica de Gervais y Ameghino, de la cual Ameghino dejó molde de yeso en nuestras colecciones, lo mismo que la insuficiente descripción de aquellos autores, no lo permiten.

Tampoco acepto las ideas que Lydekker emitiera respecto de la identificación de *C. lujanensis* Amegh. con *C. brachyceros* Gerv. et Amegh., considerando a aquélla como forma juvenil de ésta. En paleontología, a menos de disponer de un material muy abundante que muestre los diversos estados de desarrollo de una determinada especie, es difícil hablar de formas juveniles, sobre todo cuando esas formas juveniles son tan frecuentes o más que las adultas. El argumento de Lydekker sobre desaparición, con la edad, de los tubérculos que caracterizan a *Cervus lujanensis*, me parece igualmente un argumento *a contrario*, pues en las especies de ciervos europeos fósiles los autores señalan en cambio el crecimiento con la edad de los procesos tuberculiformes. Por lo demás, la forma de ramificación de las cornamentas de *C. lujanensis* hablan en favor, por su constancia, de una especie característica.

La validez de *Paraceros fragilis* no es discutida; la apoya igualmente el reducido tamaño de los cuernos que le pertenecen y su siempre idéntica ramificación (lám. I, fig. 3 y lám. II, fig. 5).

En definitiva, los géneros y especies fósiles de ciervos sudamericanos serían los siguientes:

<sup>1</sup> GERVAIS et AMEGHINO, *Les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*, número 185.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *Rápidas diagnosis*, etc.

<sup>3</sup> R. LYDEKKER, *Ungulados*, en *Paleontología argentina, Anales del Museo de La Plata*, 1893.

1. MAZAMA Rafinesque

Cuernos sencillos en forma de daga, cortos, sin ramificaciones o con ramificaciones incipientes.

El doctor Ameghino ha señalado como especies fósiles tres formas actuales:

*Mazama americana* (Erzleben) = *M. rufa* Illig.

*Mazama simplicicornis* Illig. = *M. nemorivaga* Cuv.

*Mazama rufina* Pucheran.

Y una forma que considera extinguida,

*Mazama mesolithica* Amegh.

Todas estas determinaciones, y especialmente la última, se fundan en material escaso, consistente en molares o trozos más o menos completos de maxilares, y sobre todo en caracteres de relativo valor en ese caso, como pueden tenerlo las medidas absolutas de los respectivos restos.

Los rasgos que el doctor Ameghino anota en el mandibular de *M. mesolithica*, sólo podrían adquirir un cierto valor, si se conociera debidamente los caracteres osteológicos de las especies actuales, de las cuales hasta la fecha los mamálogos poco se han ocupado. En definitiva, sólo se puede otorgar a las especies citadas por el doctor Ameghino un carácter provisorio, principalmente en consideración a su edad reciente.

En cambio, la especie descrita como *Mazama* (?) *entrerriana* (Roth), representada hasta hoy por un solo molar, nos ofrece otra importancia si se acepta, como lo afirma su autor <sup>1</sup>, que pertenece efectivamente a la formación paranense.

Pues, de ser así, sería el más antiguo representante de los *Cervidae* en Sud América, y ya cabría preguntarse si su asignación a *Mazama*, no obstante la aparente *primitiveness* de este género actual, es verosímil. Interesante sería, a este respecto, comparar la muela en cuestión con los respectivos molares de los últimos *Hypertragulidae* (*Blastomeryx*) de Norte América; desgraciadamente carecemos de tal material de comparación.

Provisoriamente se puede, para no recargar la nomenclatura con nombres inútiles, colocar la especie *Cervus* (*Coassus*) *entrerrianus* Roth dentro del género *Mazama*; lo mismo cabe hacer con una nueva forma de ciervo de la misma formación paranense que está representado por el

<sup>1</sup> S. ROTH, *Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del cretáceo superior y terciario inferior de la Patagonia* (Apéndice), en *Revista del Museo de La Plata*, tomo XI, 1904.

momento por dos muelas y que por sus dimensiones, sin duda superiores a la anterior, describiré como *Mazama Lafonequevedoi* en honor del ex director del Museo, doctor Samuel A. Lafone Quevedo, de quien recibí los restos respectivos, procedentes de una perforación practicada en Santa Fe. El doctor Santiago Roth afirma provenir esta especie igualmente del horizonte paranense.

## 2. HIPPOCAMELUS Leuckart.

Cuernos de desarrollo mediano, bifurcados un poco encima de la base (*burr*) o en la misma base, y formando dos ramas encorvadas, sencillas o provistas de ramificaciones incipientes.

De este género se han señalado restos de la especie actual *H. bisulcus* (Mol.), y de tres especies extinguidas:

*Hippocamelus sulcatus* Amegh.,  
*Hippocamelus seleniticus* Amegh.,  
*Hippocamelus incognitus* Amegh. ;

las dos primeras fundadas en cornamentas y restos del cráneo incompletos, la tercera en muelas inferiores. Para ésta me remito a la advertencia que ya hice respecto del valor de los caracteres de molares en supuestas especies fósiles, que requerirían un atento estudio de comparación con una gran serie de formas recientes.

Respecto de las otras dos especies extinguidas del pampeano de Buenos Aires, creo muy aceptable su reducción a una sola que había propuesto Lydekker<sup>1</sup> desde 1893, pues el carácter de la diversa altura en que nace la bifurcación es tan variable en los ciervos, y especialmente en las formas vivientes, que por sí sólo no permite separar especies. Únicamente quedaría como carácter distintivo de la respectiva forma extinguida que habrá de denominarse *Hippocamelus sulcatus* (Amegh.), la morfología de las cornamentas, más esbeltas y más encorvadas que las de las especies actuales. A falta de material más abundante se la puede aceptar como tal especie extinguida, si bien le correspondería quizá mejor la denominación de variedad.

## 3 BLASTOCERUS Sundevall

Cuernos relativamente robustos, algo arqueados lateralmente (con convexidad externa), irregularmente dicotómicos, algo achatados, con rama anterior menos desarrollada que la posterior y naciendo siempre a breve distancia de la base (*burr*).

<sup>1</sup> LYDEKKER, *Ungulados*, en *Paleontología argentina*, loc. cit.

Los restos de *Bl. dichotomus* (Illig.) = *Bl. paludosus* y de *Bl. bezoarticu* (L.) = *Bl. campestris* no son raros en los estratos superiores de la formación pampeana; las respectivas cornamentas no difieren esencialmente de las actuales.

Sobre cornamentas algo diferentes en su forma, el doctor Ameghino ha descrito dos especies extinguidas de ciervos: el *Bl. azpeitianus* (Amegh.) muy semejante al actual ciervo paludoso, y el *Bl. ensenadensis* (Amegh.) que consideraba como *Paraceros*, y que Lydekker ha equiparado a la misma especie, aunque sus cuernos serían algo más robustos y más lisos en la base, única porción existente. Ambas son dudosas, provisionarias.

#### **Blastocerus azpeitianus** (Amegh.)

De él se conoce un solo cuerno cilíndrico casi liso (fosilización?), algo arqueado lateralmente. Carece de la base (*burr*); la rama que nace a 19 centímetros continúa el pedúnculo; algo encorvada, lleva algunas leves tuberosidades en su borde anterior; no termina distalmente. La rama posterior se bifurca a diez centímetros de su origen; algo encorvada, es cilíndrica y achatada en las *empaumures*; la ramificación anterior sigue casi en línea recta la dirección del *beam*; la posterior, más desarrollada, tiene una dirección más o menos horizontal, formando con la congénere, aproximadamente, un ángulo recto. Ambas son incompletas distalmente (lám. I, fig. 9, y fig. 7, n° 2).

#### **Bl. ensenadensis** (Amegh.)

Representa a esta especie (variedad de *Bl. dichotomus*?) un trozo proximal de cuerno algo encorvado lateralmente, provisto de acanaladuras longitudinales en su caras posterior e interna, casi cilíndrico encima de la base, achatado. Luego la primera ramificación (rama anterior) nace a unos doce centímetros de la *burr*, es decir, a menor distancia de ella que en la generalidad de los ciervos paludosos actuales; de ella no queda nada, y apenas de la rama principal, quebrada unos centímetros más arriba (lám. I, fig. 7).

#### 4. † **ANTIFER** Amegh.

Cuernos robustos, muy anchos y achatados lateralmente, arqueados con convexidad externa, irregularmente dicotómicos, con la rama anterior recta y la posterior bifurcada, ambas adornadas con fuertes surcos oblicuos, longitudinales.

**Antifer ultra** Amgb.

El único resto que se conoce de esta especie es un cuerno incompleto, sumamente achatado, externamente convexo, internamente cóncavo-aplanado; lo adornan fuertes acanaladuras longitudinales, oblicuas, bien marcadas sobre todo cerca del borde posterior, que se continúan por todo el cuerno hasta la rama superior (lám. I, fig. 8).

La base es incompleta, y no se puede afirmar, como lo hace el doctor

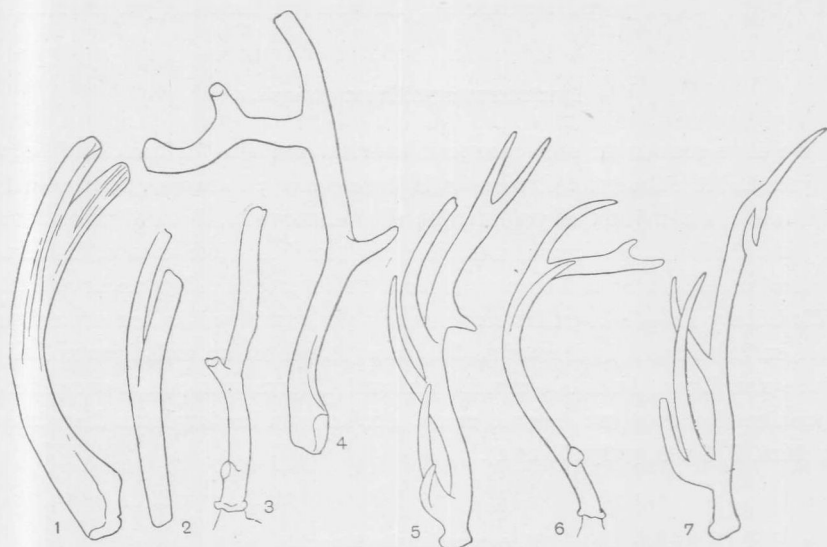


Fig. 7. — Cornamentas de *Neocervinae* fósiles : 1, *Antifer ultra* Amegh.; 2, *Blastocerus azpeitianus* Amegh.; 3, *Morenelaphus pseudoplatensis* Car.; 4, *Pampaeocervus platensis* Car.; 5, *Morenelaphus Lydekkeri* Car.; 6, *Morenelaphus fragilis* (Amegh.); 7, *Morenelaphus Rothi* Car. (todos vistos de frente).

Ameghino, que la rotura ántero-inferior represente el origen de una rama anterior. Ésta, fuertemente acanalada, nace a 26 centímetros de altura sobre la base proximal y, quebrada, muestra un corte tetragonal.

La rama posterior se bifurca a unos 15 centímetros más arriba, en una ramificación anterior rota y una posterior de corte triangular, que es continuación del borde posterior del cuerno, el cual alcanza un largo total, allí, de 55 centímetros.

5. † **PAMPAEOCERVUS** n. gen.

Cuernos grandes, cilíndricos, levemente arqueados en forma de S, con la rama anterior subbasal (recta o bifurcada?) y la posterior (*beam*) muy

desarrollada, dicotómica en su extremidad, provista de una ramificación de dirección antero-externa a la mitad de su altura.

Tipo: *P. platensis* n. sp.

***Pampaeocervus platensis* n. sp.**

Cuerno casi cilíndrico; se ensancha algo hacia su extremidad distal. La superficie, mal conservada.

La rama anterior, cercana a la base, tampoco conservada. La rama posterior o *beam* es algo encorvada y se bifurca a unos 45 centímetros de la base, dando origen a una rama anterior cilíndrica, algo encorvada (incompleta) y a una rama pósterio-superior que a unos 14 centímetros de su nacimiento se vuelve a dividir en dos ramas (ulteriormente dicotómicas?) en nuestro ejemplar. A 22 centímetros de la base del cuerno, y casi a ángulo recto, nace de la rama posterior un mogote corto, cilindro-cónico, de dirección ántero-superior (lám. II, fig. 2, y fig. 7, n° 4).

***Pampaeocervus lujanensis* (Amegh.)**

En 1888, el doctor Ameghino <sup>1</sup> dió la descripción de un trozo de cuerno que designó como *Cervus lujanensis*; lo caracterizaba por la posición subbasal de su rama anterior, por la morfología (tubérculos y curvatura) de la posterior, por la posición intermedia de su segunda ramificación y por la forma achatada de la bifurcación terminal, desgraciadamente quebrada en su origen (lám. I, fig. 4).

La forma general de este trozo de cuerno recuerda enteramente a la de la especie precedente, *P. platensis*, lo mismo que su ramificación distal que parecería indicar una bifurcación semejante a aquélla. Estos caracteres me llevan a ubicar provisoriamente el *Cervus lujanensis* Ameghino en el nuevo género *Pampaeocervus*.

**6. † MORENELAPHUS n. gen.**

Cuernos bien desarrollados, cilíndricos, terminados por una leve *palmation* o *crown* bi o trifurcada. La rama anterior, subbasal o basal, lleva uno o dos mogotes accesorios; la posterior (*beam*), esbelta, es marcadamente arqueada en S y soporta uno o dos mogotes de dirección antero-externa y un mogote posterior.

Tipo: *M. Lydekkeri* nom. nov.

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Rápidas diagnosis, etc.*

**Morenelaphus Lydekkeri** nom. nov. = **C. brachyceros** Amegh. nec Gerv. et Amegh.  
= **C. brachyceros** Lydekker, nec Gerv. et Amegh.

En 1880, Gervais y Ameghino <sup>1</sup> creaban una nueva especie fósil de *Cervus* sudamericano a base de un pequeño trozo de cuerno constituido por una porción proximal del *beam* y una rama anterior incompleta. De este resto el doctor Ameghino ha cedido al Museo un molde de yeso que he tenido a la vista, el cual en modo alguno es comparable, si se considera la dirección de las respectivas ramificaciones, con los trozos de cuerno que Ameghino atribuyó en 1888 y 1889 a esa especie <sup>2</sup>. En 1893, Lydekker <sup>3</sup>, inducido en error por esa falsa interpretación del doctor Ameghino, creyó deber atribuir a la misma un cuerno de ciervo completo descubierto en Tapalquen y señalado ya en 1888 por el doctor Moreno, como especie propia, bajo el nombre de *C. tapalquenensis* (nomen nudum). Propongo para la misma el nombre de *Morenelaphus Lydekkeri* considerando como tipo del nuevo género cuyos caracteres ya he dado precedentemente (lám. II, fig. 1, y fig. 7, n° 5).

El cuerno nace del cráneo con una *burr* bien pronunciada en todo su contorno. A dos o tres centímetros encima de ella, más o menos, se origina la *brow-tine* o rama anterior, que forma un ángulo obtuso con la principal. Esta rama anterior, según la edad del sujeto, es sencilla, biramosa o lleva hasta tres mogotes cilindro-cónicos por bifurcación de la ramificación superior, la que es recta cuando sencilla, y ligeramente encorvada cuando dicotómica (véase el tipo de Ameghino); la ramificación inferior, colocada a continuación de la *brow-tine*, recta hasta entonces, es más encorvada y forma como un principio de gancho dirigido hacia arriba. La *brow-tine* lleva unos pocos tubérculos en su cara anterior; posteriormente es lisa y achatada; tiene 18 a 20 centímetros de largo.

La rama principal (*beam*), vista de frente, es ligeramente encorvada en S; de costado es casi recta. Más o menos cilíndrica, encima de la base lleva surcos y tubérculos poco marcados; superiormente se achata en las caras interna y posterior, y ensancha, especialmente en distal del nacimiento de la *hinder-tine* (mogote posterior), terminando en tres ramificaciones cónicas y rectas como lo indica claramente la fotografía; a esa altura lleva tubérculos y surcos en la cara posterior.

La primera ramificación del *beam* (*tres-tine* ?) nace a unos 15 centímetros de la rama anterior, y alcanza en el cuerno típico unos 14 centímetros de largo; en el ejemplar descrito por Ameghino su longitud es un

<sup>1</sup> Gervais et AMEGHINO, *Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud*, etc.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *Rápidas diagnosis y Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles*, loc. cit.

<sup>3</sup> LYDEKKER, *Ungulados*, en *Paleontología argentina*, loc. cit.

tercio mayor. Nace del *beam* a ángulo recto o poco agudo, y toma una dirección francamente ántero-superior; achatada en la base, es cilíndrica en su porción terminal.

La segunda ramificación del *beam* es casi cilíndrica en su base; se achata más adelante tomando la forma de una costilla. Incompleta en nuestros ejemplares, era probablemente muy larga y encorvada hacia adentro. Nace con ángulo más agudo que la primera, a 12-18 centímetros encima de ella.

La tercera ramificación es posterior y aparece a 13 centímetros encima de la segunda. Forma un ángulo casi recto con el *beam* y en el animal vivo debió tomar una dirección póstero-inferior. Su base es casi cilíndrica; nada se puede afirmar sobre su longitud. La ramificación anterior de la *crown* se separa del *beam* a 17 centímetros más arriba y las posteriores a 25 y 29 centímetros respectivamente.

En total, el cuerno de *Morenelaphus Lydekkeri* alcanza unos 70 centímetros de longitud.

*Morenelaphus pseudoplatensis* n. sp.

En 1893, Lydekker<sup>1</sup> atribuyó a *Cariacus brachyceros*, y considerándolo erróneamente como forma juvenil de tal especie, un cráneo con dos cornamentas incompletas que parecían tener en común con *C. lujanensis* Amegh., la disposición de las ramificaciones proximales y la forma de los tubérculos (fig. 7, n° 3).

Pero, aparte de diferencias en la estructura externa y la forma general de la rama principal, estos cuernos son distintos de los del verdadero *C. lujanensis* Amegh. principalmente por carecer de todo rastro de bifurcación. Este hecho me induce a creer que representaría una forma de *Morenelaphus*, si no se trata de un género especial; provisoriamente propongo para esta forma la denominación de *Morenelaphus pseudoplatensis*.

A unos pocos centímetros (2 o 3) de la base nace la rama anterior, algo achatada; posiblemente se bifurcaba en el mismo modo que en las otras especies de *Morenelaphus*: lo indicaría un trozo de cornamenta que en sus demás caracteres coincide con los cuernos del cráneo considerado por Lydekker.

La rama principal (*beam*) es casi cilíndrica, más redondeada que en *M. Lydekkeri*, aunque algo aplanada en las *empaumures*; levemente arqueado hacia afuera, está adornado por numerosos y fuertes tubérculos en su cara y borde interno-posteriores, que tienen una forma alargada transversal. La primera ramificación del *beam* nace a 16 ó 18 centíme-

<sup>1</sup> R. LYDEKKER, *Ungulados*, en *Paleontología argentina*, loc. cit.

tros arriba de la rama anterior; quebrada, presenta un corte elíptico. Superiormente, continúa el *beam* con tubérculos menos marcados y con dirección casi rectilínea, sin dividirse, por el espacio de 30 centímetros; es, sin embargo, incompleto.

**Morenelaphus fragilis (Amegh)**

Esta especie, de pequeña talla, está representada por dos cuernos casi completos y otros trozos más o menos importantes, en nuestras colecciones. Sus cornamentas alcanzan a 35-40 centímetros de largo y son gráciles, cilíndricas y lisas, sin tubérculos. En la base, la *burr* es bien dibujada. La rama anterior nace con ángulo obtuso a 6 centímetros arriba de ella, es casi cilíndrica, corta; su dirección debió ser ántero-externa.

La rama principal, por su curvatura externa y supero-interna, tiene una forma de lira, como lo muestra la figura; su primera ramificación nace a 16 centímetros más arriba de la rama anterior, la segunda a 12 centímetros de la anterior y la tercera a una distancia algo mayor. La primera ramificación de la rama principal es cilindro-cónica y ligeramente encorvada; toma desde su nacimiento, en ángulo agudo, una dirección distal y ántero-interna. La segunda nace con ángulo más agudo que la primera y es igualmente encorvada; la tercera y última ramificación, más corta, formaría con la continuación de la rama principal, una bifurcación o corona, en donde el *beam* se ensancha levemente (lám. II, fig. 5, y fig. 7, n° 6).

**Morenelaphus Rothi n. sp.**

Los dos ejemplares de cornamentas de esta especie que tenemos en nuestra colección, han sido descubiertas por el doctor Santiago Roth en el ensenadense de Baradero (comunicación oral del mismo).

Este tipo de cornamenta recuerda al de *Morenelaphus Lydekkeri*, pero parece ser una forma más evolucionada: se reducen en ella las ramificaciones del *beam* en el mismo estilo que en ciertas especies de *Rangifer*, y en cambio toma mayor desarrollo la rama ocular anterior. La corona es igualmente diferente (lám. II, fig. 3, y fig. 7, n° 7).

El *beam*, ligeramente encorvado, sobre todo en su porción superior, coincide, cuando visto de frente, con el de la especie nombrada. Es también de forma casi cilíndrica; por la fosilización, la superficie no revela la presencia de tubérculos.

La rama anterior parece muy cercana a la base o *burr*, no bien conservada pero pronunciada; formando un ángulo obtuso con la posterior, toma una dirección ántero-externa; a los once centímetros más o menos de su nacimiento se bifurca, dando origen a un largo mogote cilíndrico, delgado, algo encorvado, que tiene una dirección casi vertical y alcanza

una longitud de 25 centímetros. La continuación de la rama anterior forma pronto una curvatura bien pronunciada y toma una dirección casi paralela a aquélla; su longitud es menor. Esta rama anterior puede ser hasta trifurcada; posiblemente, de acuerdo con la edad del individuo. En este caso, los tres mogotes que salen de ella forman como un tridente nacido de su borde superior y constituido por tres puntas casi paralelas, algo encorvadas, de las cuales la mayor es la mediana (véase la figura).

La primera ramificación del *beam*, y única anterior, pues hasta la corona no ha llevado otra, aparece a unos 18 centímetros de la *brow-tine*; es grácil, puntiaguda, cilindro-cónica y tiene unos 18 centímetros de largo.

A ese nivel la rama principal comienza a achatare; a 32 centímetros de aquella ramificación llevaba una ramificación posterior (rota), al parecer de dirección póstero-superior.

Un poco más arriba, el *beam*, convexo-cóncavo y algo ensanchado, termina por una bifurcación formada por una rama anterior vertical y una póstero-inferior, ambas puntiagudas, muy achatadas y de bordes cortantes.

El cuerno de esta especie alcanza una longitud de 80 centímetros.

## X

### Distribución geológica de los Neocervinae

Burmeister <sup>1</sup> distribuía las especies fósiles de *Cervus* señaladas por Bravard entre las capas superiores de la formación pampeana: a una época antigua, pero contemporánea del hombre, correspondían *Cervus magnus* y *Cervus pampaeus*, equivalentes a los *Blastocerin*os actuales.

En 1880, en su famosa obra sobre la *Antigüedad del hombre*, Ameghino <sup>2</sup> distribuye cronológicamente los ciervos fósiles entre el plioceno superior (pampeano o eolítico) y el cuaternario o meso-paleolítico. Al pampeano (superior), segunda época de la cronología de Burmeister, corresponden los restos de ocho o diez especies de ciervos; *C. pampaeus*, *magnus*, *entrerianus* de Bravard, *dubius*, *tuberculatus*, *brachyceros* de Gerv. & Amegh., *aff. simplicicornis* Lund «y otras tres especies extinguidas, aún inéditas, y muy diferentes de las actuales»; al pampeano lacustre, tercera época, pertenecen los restos (huesos) del *C. pampaeus*

<sup>1</sup> G. BURMEISTER, *Fauna argentina. Mamíferos fósiles, etc.*, en *Anales del Museo público de Buenos Aires*, I, etc.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *La antigüedad del hombre en el Plata*, ed. La Cultura Argentina, tomos I y II (Lista de rumiantes), página 166, Buenos Aires, 1918.

« especie o variedad muy cercana del actual *C. campestris* ». Al post-pampeano lacustre, o cuarta época, que representa una formación cuaternaria de agua dulce, pertenecen el subfósil *C. campestris*, el *C. diluvianus* Bravard y el *C. mesolithicus* Amegh., « especie extinguida intermediaria entre *C. campestris* y *paludosus* ». El *Cervus paludosus* y el *C. rufus* aún no están representados en esta fauna mesolítica, pero en cambio el *C. campestris* sería tan abundante que los innumerables restos, consistentes en cornamentas, dientes y huesos, representarían, según Ameghino, más de mil individuos ! En cambio, el *C. mesolithicus* es escaso y está representado por la mitad incompleta de una mandíbula. En este mismo cuaternario acompañan a *C. diluvianus* otros rumiantes, como *Palaeolama mesolithica* y *Auchenia diluviana*. En los aluviones más modernos, quinta época, van apareciendo con el *C. campestris*, el *C. paludosus* y *C. rufus*. De modo que en aquella fecha, Ameghino atribuía el block de los Cérvidos fósiles al terciario superior.

En 1888 y 1889 <sup>1</sup>, ya los reparte en toda la serie pampeana, desde el piso *hermosense* hasta el *querandino*, y considera los primeros representantes del grupo como de edad miocénica:

| Piso        | Edad                | Cervidae                                                                                                                |
|-------------|---------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Querandino  | { Cuaternario       | { <i>Mazama mesolithica</i> , etc.                                                                                      |
| Platense    |                     | { <i>Blastocerus</i> . <i>Mazama</i> .                                                                                  |
| Lujanense   | { Plioceno superior | { <i>Cervus lujanensis</i> , <i>C. palaeoplatensis</i> . <i>Paraceros vulneratus</i> . <i>Blastocerus azpeitianus</i> . |
| Bonaerense  |                     | { <i>Cervus lujanensis</i> , <i>C. brachyceros</i> . <i>Antifer ultra</i> . <i>Furcifer sulcatus</i> .                  |
| Belgranense | Plioceno medio      | <i>Paraceros fragilis</i> .                                                                                             |
| Ensenadense | Plioceno inferior   | <i>Paraceros ensenadensis</i> . <i>Epieuryceros truncus</i> .                                                           |
| Hermosense  | Mioceno superior    | <i>Paraceros avius</i> .                                                                                                |

Lydekker <sup>2</sup> consideraba al contrario, que todas estas diversas formas, reducidas en el modo que hemos visto a unas pocas especies, son cuaternarias. En 1898, Ameghino <sup>3</sup> persistió, sin embargo, en su anterior opinión y en 1902 cita como provenientes del pampeano inferior y superior de Tarija (ensenadense y bonaerense), además del ya conocido *Cervus tuberculatus*, las nuevas especies *Hippocamelus incognitus* y *Cervus percultus* que allí habrían coexistido con *Arctotherium*, *Palaeolama*, *Tapirus*,

<sup>1</sup> FL. AMEGHINO, *Rápidas diagnosis y Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles*.

<sup>2</sup> R. LYDEKKER, *A study of extinct Ungulates of Argentine*, en *Paleontología argentina*, II, loc. cit.

<sup>3</sup> FL. AMEGHINO, *Sinopsis geológico-paleontológica*, en *Segundo censo de la República Argentina*, tomo I.

*Hydrochaerus, Smilodon, Cavia, Felis, Megatherium, Pseudolestodon, Les-  
todon, Glyptodon* y *Dasypus*.

En 1904, el doctor Santiago Roth <sup>1</sup> describía el molar de *Mazama entre-  
rriana* como procedente del paranense; y dos años más tarde, en sus *For-  
mations sédimentaires*, el doctor Ameghino <sup>2</sup> nos ofrecía un cuadro de  
distribución geológica de los géneros de Cérvidos, que es el siguiente :

| Piso                 | Edad              | Cervidae                                                                                                                    | Otras formas migrantes                                                                 |
|----------------------|-------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|
| Reciente<br>Platense | Cuaternario       | { <i>Odocoileus, Hippoca-<br/>melus, Mazama.</i>                                                                            | {                                                                                      |
| Lujanense            |                   |                                                                                                                             |                                                                                        |
| Bonaerense           | Plioceno superior | { <i>Paraceros, Odocoi-<br/>leus, Hippocamelus.</i><br><i>Paraceros, Antifer,</i><br><i>Odocoileus, Hippo-<br/>camelus.</i> | {                                                                                      |
|                      |                   |                                                                                                                             |                                                                                        |
| Ensenadense          | Plioceno inferior | { <i>Paraceros, Epieury-<br/>ceros.</i>                                                                                     | { <i>Equidae, Tapiridae,<br/>Camelidae, Ursidae,<br/>Canidae, Smilodon-<br/>tidae.</i> |
| Puelchense           | —                 | —                                                                                                                           | { <i>Arctotherium, Palaeo-<br/>cyon, etc.</i>                                          |
| Hermosense           | —                 | —                                                                                                                           | { <i>Microtragulus, Cani-<br/>dae, Procyonidae.</i>                                    |
| Paranense            | —                 | —                                                                                                                           | { <i>Hippaphys, Proarcto-<br/>therium, Amphicyon,<br/>Canidae, etc.</i>                |

En resumen, respecto de la distribución en el tiempo de la familia de los *Cervidae* para Sud América, nos encontramos con dos opiniones con-  
tradictorias: la del doctor Ameghino que, teniéndoles por oriundos de la Argentina, los daba por representados ya (sino antes) en el plioceno inferior; y la de Lydekker, que siempre los ha creído exclusivamente cuaternarios o pleistocenos.

La opinión de Lydekker ha sido y es compartida por autores europeos (Zittel, Schlosser <sup>3</sup>) y norteamericanos (Osborn <sup>4</sup>, Scott <sup>5</sup>, Matthew <sup>6</sup>,

<sup>1</sup> S. ROTH, *Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles*, etc.

<sup>2</sup> FL. AMEGHINO, *Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie*, página 344, Buenos Aires, 1906.

<sup>3</sup> SCHLOSSER, *Säugetiere*, in ZITTEL, *Handbuch der Palaeontologie*, 1911.

<sup>4</sup> OSBORN, *The age of Mammals*, etc.

<sup>5</sup> W. B. SCOTT, *A History of land Mammals in the western Hemisphere*, New York, 1913.

<sup>6</sup> W. D. MATTHEW, *Climate and evolution*, in *Ann. of the New-York Academy of Sciences*, XXIV, página 241 y siguientes, New York, 1915.

etc.). Estos últimos, a lo más, admitirían que los Cérvidos estuvieran representados desde el plioceno superior de Sud América.

En los estratos terciarios europeos ningún verdadero ciervo es conocido con certeza antes del plioceno inferior; durante el mioceno, inferior, medio y superior, los Cérvidos están allí representados por formas muy primitivas — *Cervulinae* o *Palaeomerycinae* — tales como *Amphitragul**us*, *Dremotherium*, *Palaeomeryx*, *Micromeryx*, *Lagomeryx*, *Dicroceros*, etc. Durante el plioceno inferior, subsistentes aún *Palaeomeryx* y *Cervurus* en el continente asiático, ya hace su aparición *Capreolus*; pero los *Cervidae* pertenecen sobre todo al plioceno superior y al pleistoceno durante el cual la rama holáctica alcanza su apogeo con *Axis*, *Rusa*, *Elaphus*, *Polycladus*, *Dama*, *Megaceros*, *Alces*, etc.

En América del Norte ningún Cérvido es conocido todavía para el mioceno; la familia entonces está reemplazada por los *Hypertragulidae* — *Leptomeryx*, *Dromomeryx*, etc. — cuyos últimos miembros, ciertas especies de *Blastomeryx* que conservan caracteres primitivos, que los acercan a *Amphitragul**us* y a *Moschus*, se han perpetuado hasta el plioceno medio y en esa época pudieran haber pasado a Sud América a través del istmo de Panamá.

Los Cérvidos en Norte América no aparecen, pues, sino con el plioceno; los primeros restos (*Rattlesnake*?) — escasos dientes de un *Odocoileus* (?) o de un antecesor — son muy dudosos en cuanto a edad y se cree que la formación que los contenía (*Alachua clays*) pueda atribuirse al plioceno medio (*Blanco beds*), justamente cuando se verifica la conexión entre Sud y Norte América y arriban al continente boreal nuestros gravigrados y gliptodontes.

Durante el plioceno superior y el pleistoceno inferior, cuyos estratos son relativamente escasos en Norte América, solamente se señalan dudosos restos de *Odocoileus* (?) procedentes de la formación de *Peace Creek*, en la cual se mezclan formas de diversa edad y de diverso origen: *Glyptotherium* y *Megalonyx* con *Tapirus*, *Equus*, *Hipparion*, *Elphas*, *Mastodon*...

Con el pleistoceno medio y el superior, representados por la célebre fauna de *Megalonyx* y la fauna llamada *Aftonian*a, van apareciendo sucesivamente los géneros *Odocoileus*, *Alces*, *Cervalces* y *Cervus*; mezclados que están con numerosos inmigrantes australes como *Megalonyx*, *Myloodon*, *Paramylodon*, *Megatherium* y otros elementos aborígenes más o menos modernos como *Mastodon*, *Equus*, *Tapirus*, *Smilodon*, *Felis*, *Canis*, *Arctotherium*, *Ursus*, *Lama*, *Dicotyles*, etc., en la *forest fauna* y en los yacimientos de *Port Kennedy Cave*, *Frankstown Cave*, *Ashley River*, *Rancho La Brea*, *Potter Creek Cave*, *Washtuana Lake*, etc. (Véase la obra de Osborn, *The Age of Mammals*, 1910.)

Si se aceptan las teorías filogenéticas de Schlosser y Matthew, se debe

igualmente admitir que el centro de dispersión de los Cérvidos haya sido boreal y posiblemente situado en el continente asiático. Scharff ha sostenido que pudiera haber sido el continente austral la cuna de los *Neocervinae*; el doctor Ameghino que éstos derivaran de Ungulados sudamericanos; son hipótesis que no apoya ningún otro fundamento. Lo más verosímil es que desde Asia los antecesores de los Cérvidos primitivos (*Cervulinae-Hypertragulidae*) hayan emigrado respectivamente hacia Europa y hacia Norte América, originándose aquí una serie de *phyla*; de los cuales uno sólo sería el tronco de nuestros *Neocervinae*. Algunos autores (Boulanger) sostienen que durante el mioceno medio, a la vez que con Siberia, Norte América estaba en comunicación con Centro y Sud América; podría, pues, en caso de ser este hecho cierto, haber migrado a nuestro continente algún Hypertragúlido (*Lagomeryx*, *Blastomeryx*), pero nunca un Cérvido.

La primera migración no parece, sin embargo, haber sido anterior al plioceno medio; y los más antiguos mamíferos boreales de nuestra fauna corresponden posiblemente a los escasos *Canidae*, *Ursidae*, *Cervidae* y *Equidae*, que en nuestro territorio se han citado para la formación de Paraná (*Amphicyon*, *Proarctotherium*, *Mazama?*, *Hippaphys*) y para los estratos de Monte-Hermoso (*Microtragulus*, *Palaeocyon*, *Arctotherium*, etc.).

Durante el pleistoceno, los intercambios de mamíferos entre Sud y Norte América se sucedieron sin interrupción, como lo demuestran los respectivos cuadros cronológicos que nos ofrecen Osborn y Ameghino. Para nosotros, el «ensenadense» significa una franca modernización de la fauna por los abundantes elementos progresivos que se instalan en el continente; elementos que hallamos citados para el *pleistoceno inferior* de Norte América (*Tapirus*, *Mastodon*, *Canis*, *Camelops*). Si se tiene en cuenta que la migración de esta fauna boreal no puede haber sido repentina, sino que ha requerido un espacio de tiempo más o menos largo, seguramente no se adjudicará a la fauna ensenadense una edad anterior al pleistoceno inferior, quizá hasta medio, al contrario del doctor Ameghino que la consideró como típica del plioceno inferior.

A la emigración ensenadense han seguido otras más abundantes, y especialmente la que corresponde al pampeano medio y superior de Ameghino o belgranense-bonaerense: a esta edad corresponden los *Lama*, *Equus*, *Tapirus*, *Mastodon*, *Smilodon*, *Arctotherium*, *Felis*, *Canis*, etc., que justamente caracterizan las faunas del *pleistoceno medio y superior* de Norte América y al mismo tiempo corresponden allí a la *Blütezeit* del grupo de los *Cervidae* (*Odocoileus*, *Alces*, *Cervalces*, *Rangifer*) y al mayor desarrollo de la fauna de procedencia austral (*Megatherium*, *Megalonyx*, *Myodon*, *Paramylodon*, etc.). De modo que por ese respecto tampoco debe haber dificultad en ubicar en las correspondientes épocas pleistocén-

cas nuestros estratos pampeanos superiores que Ameghino, en 1889, consideraba como esencialmente pliocénicos.

En ese sentido, los *Cervidae* sudamericanos, tan bien desarrollados durante el neopampeano, coinciden entonces por la abundancia de sus especies, con sus congéneres de Europa y Norte América, aunque quizá superando a éstos en exuberancia de formas — probablemente por consecuencia de la migración a un nuevo ambiente — y vienen a confirmar las hipótesis cronológicas que anteriormente nos habían sugerido sus compañeros de viaje, los Mastodontes<sup>1</sup>.

#### BIBLIOGRAFÍA

1. ABEL, O., *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*, Stuttgart, 1912.
2. ABEL, O., *Säugetiere (Palaeontologie)*, en *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. VIII, Jena, 1913.
3. ABEL, O., *Die Stämme der Wirbeltiere*, Berlin-Leipzig, 1919.
4. AMEGHINO, FL., *La antigüedad del hombre en el Plata*, dos tomos, Buenos Aires, enero 1880 (ed. de Cultura argentina, 1918).
5. AMEGHINO, FL., *Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*, Buenos Aires, febrero 1888.
6. AMEGHINO, FL., *Lista de las especies de mamíferos fósiles del mioceno superior de Monte Hermoso hasta ahora conocidas*, Buenos Aires, junio 1888.
7. AMEGHINO, FL., *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*, un tomo y atlas, Buenos Aires, 1889.
8. AMEGHINO, FL., *Sur les Ongulés fossiles de l'Argentine, examen critique de l'ouvrage de M. R. Lydekker, etc., Cervidae*, in *Revista del Jardín zoológico*, tomo II, Buenos Aires, 1894.
9. AMEGHINO, FL., *Sinopsis geológico-paleontológica*, en *Segundo censo de la República Argentina (1895)*, tomo I (Territorio), 3ª parte, Buenos Aires, 1898.
10. AMEGHINO, FL., *Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija*, en *Anales del Museo nacional de Buenos Aires*, serie 3ª, tomo I, Buenos Aires, 1902.
11. AMEGHINO, FL., *Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie*, Buenos Aires, 1906.
12. AMEGHINO, FL., *Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos de las grutas calcáreas de Iporanga, estado de Sao Paulo*, en *Revista do Museu Paulista*, tomo VII, 1907.
13. BOULE, M. et THÉVENIN, H., *Mammifères fossiles de Tarija*. Mission scientifique G. de Créqui-Montfort et E. Sénéchal de la Grange, Paris, 1920.
14. BRANCO, W. *Ueber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin, bei Riobamba, in Ecuador, nach den Sammlungen von W. Reiss und A. Stübel*, en *Palaeontologische Abhandlungen*, Bd. L, Heft 2, Berlin, 1883.
15. BRAYARD, A., *Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte en la hoya del Plata*, Buenos Aires, 1857.

<sup>1</sup> ED. CARETTE, *Los Proboscideos fósiles argentinos*, en *Primera reunión nacional de la Sociedad argentina de Ciencias Naturales en Tucumán*, 1916.

16. BRAVARD, A., *Fauna pliocena de la América del Sur*, en *Geología de las Pampas*. Registro estadístico del estado de Buenos Aires, I, 1857, Buenos Aires, 1858.

17. BROOKE, V., *On the classification of the Cervidae*. *Proceed. Zool. Soc. London*, 1878.

18. BURMEISTER, G., *Fauna argentina, Mamíferos fósiles: Lista de mamíferos fósiles del terreno diluviano*, en *Anales del Museo público de Buenos Aires*, tomo I, Buenos Aires, 1864-1869.

19. BURMEISTER, G., *Ueber Equus bisulcus Molina in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte*, 1875.

20. BURMEISTER, G., *Enumeratio specierum mammalium formationem quaternariae pampeanae, etc.*, apéndice de *Los caballos fósiles de la formación pampeana*, Buenos Aires, 1879.

21. BURMEISTER, G., *Description physique de la République Argentine*, tomo III (*Mammifères*), Buenos Aires, 1879.

22. CAMERON, ALLAN GORDON, *The Field*, 1892 (citado por Pocock).

23. CARETTE, E., *Los proboscideos fósiles argentinos. Primera reunión nacional de la Sociedad argentina de Ciencias Naturales (Tucumán, 1916)*, Buenos Aires, 1919.

24. DABBENE, R., *Sobre la existencia del huemul de Bolivia y Perú, Odocoileus (Hippocamelus) antisensis (d'Orb.) y del avestruz petizo Rhea Darwini Gould.*, en *el NW. de la República Argentina*, en *Anales del Museo nacional de historia natural de Buenos Aires*, serie 3ª, tomo XIV, Buenos Aires, 1911.

25. FLOWER, W. H. and LYDEKKER, R., *An introduction to the study of Mammals living and extinct*, London, 1891.

26. FRENGUELLI, J., *Los terrenos de la costa atlántica en los alrededores de Miramar (prov. de Buenos Aires) y sus correlaciones*, en *Boletín de la Academia nacional de ciencias de Córdoba*, tomo XXIV, entregas 3-4, Buenos Aires, 1921.

27. GARROD, A. H., *Notes on the visceral anatomy and osteology of the Ruminants*, en *Proc. Zool. Soc. of London*, 1877.

28. GERVAIS, P., *Recherches sur différents groupes de mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*, en *Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles*, 1<sup>re</sup> série, 2<sup>e</sup> partie. *Zoologie et paléontologie générales*, Paris, 1867-69.

29. GERVAIS, H. et AMEGHINO, FL., *Les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*, Paris-Buenos Aires, 1880.

30. GOELDI, E. A., *Estudos sobre o desenvolvimento da armação dos veados galheiros do Brazil (Cervus paludosus, C. campestris, C. Wiegmanni)*. *Memorias do Museu Goeldi (Museu Paraense de Hist. Nat. e Ethnographia)*, III, 1902, Rio Janeiro, 1902.

31. GRAY, J. E., *Catalogue of ruminant Mammalia (Pecora L.)*, in the *British Museum*, London, 1872.

32. GRAY, J. E., *On the Guemul or roebuck of Southern Peru*, en *Proceed. Zool. Soc. London*, 1869.

33. LUND, *Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste Jordonvaeltning Fjerde Afhandling, fortsaettelse af Pattedyrene*, 1841, en *Denska Vid. Selsk. Skr.*, IX, 1842.

34. LUND, *Meddelelse af Det udbytte de i 1844 undersøgte knoglehnter have afgivet til kundskaben om Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning*, en *Vid. Selsk. naturvid. og mathem. Afh.*, XII deel, Lagoa Santa, 1844.

35. LYDEKKER, R., *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum*, Pt. II (*Ungulata artiodactyla*) and Pt. V (supplement), London, 1885-1887.

36. LYDEKKER, R., *A study of the extinct Ungulates of Argentina (Estudios sobre los Ungulados extinguidos de la Argentina)* en *Paleontología argentina*, II, y en *Anales del Museo de La Plata*, La Plata, 1893.

37. LYDEKKER, R., *Horns and hoofs, or chapters on hoofed animals*, London, 1893.

38. LYDEKKER, R., *Deer of all Lands*, London, 1898.
39. LYDEKKER, R., *Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum (Natural History)*, volumen IV (*Artiodactyla*), London, 1915.
40. MATTHEW, W. D., *Osteology of Blastomeryx and phylogeny of American Cervidae*, en *Bull. Amer. Museum*, XXIV, New-York, 1908.
41. MATTHEW, W. D., *Climate and evolution*, en *Ann. of the New-York Academy of Sciences*, XXIV, New-York, 1915.
42. MORENO, F. P., *Museo La Plata. Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888*. *Boletín del Museo La Plata* (prov. de Buenos Aires), Buenos Aires, 1888.
43. OSBORN, T., *The age of Mammals in Europe, Asia and North America*, New-York, 1910.
44. POCKOCK, R. J., *On the specialized cutaneous glands of Ruminants*. *Proceed. Zool. Soc. of London*, 1910.
45. POCKOCK, R. J., *On antler-growth of the Cervidae*, en *Proceed. Zool. Soc. of London*, 1912. *With special reference to Elaphus and Odocoileus (Dorcelaphus)*.
46. POHLIG, H., *Die Cerviden des thüringischen Diluvial*. — *Travertines mit Beiträge über andere diluviale und recente Hirschformen*. *Palaeontographica*, XXXIX, 1892.
47. ROTH, S., *Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del cretáceo superior y terciario inferior de la Patagonia (Apéndice)*, en *Revista del Museo de La Plata*, tomo XI, 1904.
48. RUTIMEYER, G., *Beiträge zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche*. *Abhandl. der schweizerische palaeontologische Gesellschaft*, Bd. VII-X, Zürich, 1880-1883.
49. SCHARFF, *Distribution and origin of life in America*, 1911 (citada por Boule et Thévenin).
50. SCHLOSSER, L., *Die fossilen Säugetiere Chinas*. *Abhandl. der k. bayr. Akad. der Wissenschaften*, II kl., Bd. XXII, Abt. I, München, 1903.
51. SCHLOSSER, L., *Säugetiere*, in ZITTEL, *Handbuch der Palaeontologie*, 1911.
52. SCOTT, W. B., *A history of land Mammals in the Western Hemisphere*, New-York, 1913.
53. TROUESSART, E., *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*, tomo II et appendix (1898-1899) et *Supplementum quinquennale anno 1904*, Berlin, 1904.
54. WEBER, M., *Die Säugetiere, Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*, Jena, 1904.
55. WINGE, H., *Jordfundne of nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes (Brasilien)*. *E. Museo Lunds*, III (1), Kjobenhavn, 1906.
56. WOLF, TH., *Knochenschlucht von Punin bei Riobamba*, in *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie u. Palaeontologie*, 1880 (cit. por Braneo).
57. ZITTEL, C. VON, *Traité de Paléontologie, Paléozoologie*, tomo IV, Paris, 1894.