

LA DIFERENCIACIÓN DEL SISTEMA DENTARIO

EN LOS UNGULADOS, NOTOUNGULADOS Y PRIMATES

POR EL D^r SANTIAGO ROTH †

(CON UNA INTRODUCCIÓN DEL DOCTOR MIGUEL FERNÁNDEZ Y 13 LÁMINAS)

INTRODUCCIÓN

El presente fragmento, cuya publicación mi inolvidable amigo el doctor Santiago Roth, me encomendara, cuando aún en vida, constituye parte de un estudio que debió abarcar todos los principales grupos de mamíferos considerándolos de puntos de vista que el autor se había formado por el estudio de su grupo predilecto, los *Notoungulata*. Por un cuarto de siglo debió este trabajo preocupar su mente, pues entre sus manuscritos póstumos existe uno, bastante anterior al año de 1900 y redactado en lengua alemana, que versa sobre el mismo tema, aunque en forma más sintética. Siguen a este primer ensayo varios otros, todos ellos ya en lengua castellana, pero inconclusos como el último que aquí se publica.

En cuanto a éste, su primer capítulo es un agregado de los últimos años. Acordóse Roth de una máxima de su maestro Carl Vogt, «de que siempre debe escribirse, como si el lector no tuviera ningún conocimiento previo del asunto», y resolvió, en vista de no existir relación castellana de la teoría tritubercular de Cope-Osborn, agregar este capítulo a su trabajo.

Sirviéronle para la redacción de esta introducción, aparte de las memorias originales de Rüttimeyer, Schlosser y otros, ante todo la obra de conjunto de Osborn, *Evolution of Mammalian molar teeth*, 1907, y el capítulo respectivo de la obra de Max Weber, *Die Saeugetiere*, 1904.

Difere además, esta última redacción de las que le precedieron, por la forma en que el material está dividido en capítulos.

Tuvo el doctor Roth la intención de tratar primero la dentadura superior y luego la inferior, describiendo en cada una de ellas por separado: A, la parte externa de los dientes; B, su parte interna, y C, las componentes centrales y periféricas.

Pero la catarata de que padecía ya por varios años antes de su fallecimiento, le impidió continuar con investigaciones que requieren observaciones tan minuciosas, y apenas le permitió comenzar con el tercer capítulo de la dentadura superior, quedando el trabajo, por tanto, reducido a menos de la mitad del volumen que su autor pensó darle.

En las numerosas ocasiones en que tuve oportunidad de conversar con el finado durante los últimos meses de su vida respecto a este trabajo, volvió siempre a encarecerme que no modificara el texto, al que consideraba casi listo para la imprenta. He procedido, por tanto, con la mayor circunspección al efectuar cualquier cambio de redacción, a veces inevitable. Sólo en la parte histórica, y también en ella sólo allí donde no existía la posibilidad de afectar para nada las ideas propias de Roth, me he permitido redactar una que otra frase en forma más concisa. En los otros capítulos, con frecuencia, me he abstenido de substituir una expresión por otra, aunque la claridad de la frase habría ganado, por temor de modificar involuntariamente la idea del autor. Sólo la «explicación de las láminas» tuvo que ser, en gran parte rehecha, pues se hallaba apenas esbozada, y en algunos pocos casos no me fué posible aclarar las contradicciones de que, con respecto a las citas de las figuras, padecen algunos trozos del texto. Donde hubo dudas en cuanto a la identidad de las piezas figuradas, he tratado de resolverlas, comparando las fotografías con los originales; donde ello no fué posible, he agregado una indicación al respecto. Lo mismo he hecho en el texto, en caso de existir disparidad entre el objeto a que se refiere la descripción y la figura citada.

Resumiré brevemente los principales resultados a que llega Roth en su estudio:

1° Todos los dientes, no sólo los premolares y molares, sino también los incisivos y caninos han pasado por un estadio triconodonte con tres conos, *para*, *proto*, y *metacono*, dispuestos en el orden enumerado en una misma línea;

2° Por lo general los tres pilares originados de estos conos están menos modificados en los incisivos que en los caninos, premolares y molares. En los caninos el *para* y *metacono* son, por lo general, reducidos;

3° Los tres conos primarios, conjuntamente con otro más, *el tritococono*, constituyen la pared externa del diente o *ectolofo*, y siempre conservan esta posición, no pudiendo, en ningún caso, cambiar de lugar. Ninguno de ellos toma parte en la construcción de la región lingual del diente. No existe, por tanto, un estadio tritubercular en sentido de Cope-Osborn.

La parte lingual se forma a base de un reborde, que, más o menos modificado, se observa en todos los incisivos, caninos y premolares anteriores y del que se originan en los dientes más complicados (premolares y molares) otros elementos, el *deutero y tetartocono*. Roth denomina este reborde: «*cresta convergente*,» y la fosa que ella forma con la parte externa de la corona: «*fosa central*». Más tarde se agregan al diente los verdaderos «*cíngulos basales*», de los que, a su vez, pueden tomar origen importantes elementos, como ser el *ento e hipocono*;

4° La teoría de Roth abarca todos los dientes: incisivos, caninos, premolares y molares de un punto de vista único, y por tanto, tampoco existe, como en la teoría trituberculnar primitiva, para ella una diferencia entre la filogénesis de los premolares y molares. La suposición de tal diferencia fué, como es conocido, también deshechada por otros autores:

5° A base de las ideas expuestas, Roth interpreta en forma distinta muchos tubérculos y crestas, no sólo en los *Notoungulata*, sino también en los *Perissodactyla*, *Artiodactyla* y *Primates*, llegando a conclusiones filogenéticas que difieren de las corrientes.

Así opina, que los ungulados del terciario basal, con molares de seis conos (p. e. *Hyracotherium* y *Anchiterium*) son formas con dentadura reducida y especializada, y no pueden, por tanto, ser precursores de *Equus*. En cuanto a los monos y el hombre, cree que su dentadura bunodonte no es primitiva, sino, como la de los Suidae el resultado de una transformación de crestas y que también la bicuspidéz de sus premolares es una modificación secundaria.

En cuanto a las relaciones filogenéticas entre los tres grupos estudiados (Notoungulados, Ungulados y Primates) Roth opina, que la separación de los Primates de la raíz común, se ha producido más tarde que la de los Ungulados y que los Prosimios, Cébidos, Simios y el hombre han evolucionado independientemente los unos de los otros de formas primitivas de Notoungulados y en tiempos cretácicos ¹.

La Plata, julio de 1926.

MIGUEL FERNÁNDEZ.

¹ A fin de formarse una idea exacta de la edad que Roth atribuye a los distintos pisos, deberán consultarse sus obras geológicas.

I

Consideraciones generales sobre la diferenciación de la dentadura de los mamíferos

El profesor Leche dice bien, que en la paleontología de los mamíferos el sistema dentario desempeña, ahora como antes, el principal rol en la sistemática. Se ve, dice, que la odontografía se ha iniciado sobre la paleontología, a la que recién más tarde se agregó la anatomía comparada, lo que está motivado por lo siguiente: Primero, de los mamíferos mesozoicos no tenemos otros restos utilizables que la dentadura, y, a pesar del gran aumento de hallazgos paleontológicos de los últimos años, no estamos en mejores condiciones referente a las formas del terciario. La gran ventaja que ofrece a este respecto la dentadura, consiste en que es el único sistema en que se puede comparar directamente el desarrollo ontogenético con el filogenético. O, con otras palabras, que estamos en condiciones de investigar la relación real que existe entre el desarrollo del individuo y el de los estadios anteriores de las formas más antiguas (fósiles).

Según su parecer, para obtener un criterio del valor morfológico del sistema dentario a fin de establecer afinidades, se nos presentan tres problemas principales: 1° Cuáles son las leyes que rigen los cambios del sistema dentario dentro del grupo natural. (Si, en un caso dado, se trata de un desarrollo progresivo o regresivo, si es la corona o la raíz la parte conservadora, etc.); 2° Cuál es el grado de semejanza que puede llegar a producirse por convergencia; 3° De especial importancia es reconocer el significado morfológico de la llamada dentadura de leche y su relación con la dentadura definitiva, tanto del punto de vista ontogenético como anatómico.

Ciertamente, todo el sistema orgánico en los mamíferos ha experimentado cambios en el desarrollo filogenético, pero en ninguna parte del esqueleto las modificaciones se presentan tan claras como en la dentadura.

La sistemática de los *Perissodactyla* y *Artiodactyla* se basa principalmente en la construcción del pie, pero las convergencias por adaptación son muy frecuentes. Por ejemplo, en el grupo de los *Litopterna*, se han reducido gradualmente las falanges laterales, quedando, por último, solamente el dedo medio como en los *Equidae*, y, por esta razón, Ameghino ha colocado los géneros del primer grupo en el suborden *Perissodactyla*. Seguramente los dos grupos descienden de una misma raíz, pero no se han desarrollado el uno del otro. He demostrado ¹ que los *Notoungulata*

¹ *Anales del Museo de La Plata*, Sección paleontológica, parte V.

y *Primates* presentan una organización muy singular de la parte temporal del cráneo como no se observa en otros mamíferos, pero sobre las modificaciones que ha experimentado esta parte en el desarrollo filogenético, no se podría establecer ni familias ni géneros y mucho menos especies. El peligro de confundir, también en el sistema dental, homología y convergencia es muy grande, pero, en la mayor parte de los casos, se llega a establecer, por un análisis detallado, el proceso de modificación que ha experimentado la respectiva dentadura y la forma primitiva de la que se ha diferenciado en el curso del desarrollo filogenético, lo que en otras partes del esqueleto, a menudo, no es posible.

La mayor parte de los autores que se han ocupado del problema de la evolución del sistema dentario de los mamíferos, se limitaron a investigaciones de las transformaciones que han experimentado los premolares y molares, no tomando en cuenta los incisivos y caninos, por considerar que éstos presentan dientes simples más o menos modificados. Pero en los *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates*, por lo menos, se puede constatar con toda evidencia que los incisivos y caninos compuestos de un solo cono se han diferenciado de una misma forma primitiva complicada, como los premolares y molares. Solamente su modificación secundaria ha sido distinta por las funciones especiales que desempeñan.

Koken ¹ trata de demostrar que la forma cónica de los incisivos y caninos no es primitiva, si bien pueden haber adquirido este carácter ya los precursores de los mamíferos. Dice: «El diente cónico de los reptiles es un derivado de una forma tridente, y los dientes cónicos de los mamíferos no son el punto de partida, sino siempre el final de adaptación.» También Weber ² cree que todos los dientes haplodontes de los *Pinnipedia* se han diferenciado de una forma triconodonte, y E. Magitot ³, ya en el año 1883, decía que los incisivos se componen de tres dientes refundidos.

No participo de la opinión de Koken que los dientes cónicos de los mamíferos presentan, en todos los casos, la forma final de adaptación. Así como en los molares de mamíferos con dentaduras anisodontes se observa la formación de nuevos elementos en la corona, no cabe duda que hay mamíferos de dentadura isodonte en que se forman dientes simples aumentando así el número. Por el material paleontológico que posee el Museo puede demostrarse que en el desarrollo filogenético, incisivos, caninos y premolares de forma haplodonte han evolucionado de dientes complicados, pero no es posible demostrar que el *Prionodotes giganteus*, por ejemplo, provisto de 25 dientes simples en cada rama de mandíbula,

¹ *Die Forwelt und ihre Entwicklungsgeschichte*, página 509, 1893.

² *Die Saeugetiere*, página 174, 1904.

³ *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1883.

derive de un precursor con igual número de dientes complicados. Los primeros representantes del orden *Edentata* que se conocen, están provistos de dientes cilíndricos de número muy reducido. En mis investigaciones de material paleontológico he llegado a convencerme, que la tentativa de establecer una regla general para la diferenciación de todas las dentaduras de mamíferos, tiene que fracasar. El proceso de evolución ha sido diferente, no sólo entre los mamíferos de dentadura anisodonte, por un lado, e isodonte, por el otro, sino también entre un orden y otro. Más todavía, hay molares de forma lófodonte y bunodonte que han experimentado un proceso de transformación diferente y sus componentes son sólo análogas pero no homólogas. Por ejemplo, los molares inferiores de los *Notoungulata* son muy parecidos a los del grupo *Astrapotheria*; sin embargo, su evolución ha sido diferente. Lo mismo los molares bunodontes de los monos y de los cerdos, han experimentado diferente proceso de evolución. La gran dificultad consiste en establecer la forma primitiva de la cual se ha diferenciado la dentadura del respectivo grupo de mamíferos, pues la morfología da lugar a diferentes interpretaciones. Osborn, basándose en la morfología de la dentadura de los mamíferos fósiles, trata de demostrar que los molares complicados de casi todos los mamíferos, se transformaron de un tipo primitivo tritubercular, mientras Ameghino, fundándose en el mismo material, sostenía que el diente tritubercular no es primitivo, sino un derivado de una forma más complicada. En un extenso trabajo trata de demostrar que todos los molares superiores han evolucionado de una forma primitiva cuadrangular con seis conos.

La literatura que trata de la evolución de los molares complicados de los mamíferos es abundante, y las opiniones referentes a la manera como se verificaron las transformaciones son muy divididas. No obstante, predominan dos teorías: la llamada «tritubercular» y la de la «concrecencia». Según la primera, los molares complicados se han formado debido a que en el diente se han desarrollado nuevos elementos en la corona. Ella se basa principalmente en investigaciones filogenéticas, es decir, en el estudio del material paleontológico. Según la teoría de la concrecencia, los dientes de corona complicada se formaron por la fusión de dientes simples, de manera que cada componente tenía que existir en los precursores en forma de un diente aislado; ella se basa principalmente, en investigaciones embriológicas, es decir, en el desarrollo ontogenético.

Uno de los primeros autores que se ocupó muy detenidamente de la diferenciación gradual de los molares, pero sin formular teoría alguna, fué Ruetimeyer¹. En un estudio morfológico de la dentadura del caballo

¹ *Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Huftiere ueberhaupt. Verh. naturf. Gesellsch. Basel, Bd. 3, 1863.*

fósil, y su comparación con la de otros ungulados demostró que las componentes se transformaron paulatinamente, debido a la adaptación a nuevos regímenes de alimentación. El trabajo es muy instructivo porque demuestra que, a pesar del escrupuloso estudio y de la minuciosa comparación, Ruetimeyer ha llegado a conclusiones que resultaron, más tarde, erróneas, por haber considerado como forma primitiva a un molar muy evolucionado.

El iniciador de la teoría tritubercular es E. D. Cope ¹, quien, basándose en estudios de los molares, principalmente de mamíferos fósiles, demostró en varios trabajos la diferenciación gradual progresiva. Esta teoría fué perfeccionada y ampliada, hasta llegar a su forma actual, por H. F. Osborn ².

Ambos autores tomaron, como punto de partida, un diente simple cónico como el de los reptiles, en el cual se formó, en cada lado de la corona, una punta o cúspide, llegándose así a un tipo de diente llamado « proto-donte ». Cuando las puntas laterales alcanzaron el tamaño del cono medio, el estadio protodonte se transformó en un tipo de diente llamado « triconodonte », en el que los tres conos están colocados en una misma fila. Éste representa el segundo estadio de evolución. El tercer estadio lo forma el tipo « tritubercular », en el que los tres conos primarios constituyen un triángulo. Se supone que éste se ha formado debido a que en los molares superiores los conos laterales se han deslizado al lado externo (labial), y, en los inferiores, al lado interno (lingual). El cono principal, que en la forma triconodonte se halla en el medio, se llama « protocono », el anterior « paracono » y el posterior « metacono ».

En el tipo tritubercular el protocono se halla en los molares superiores en la parte lingual, el paracono en la parte anterior y el metacono en la parte posterior del lado labial. En los molares inferiores la posición de los conos correspondientes es viceversa: el « protocónido » se halla en el lado labial, el « paracónido » en la parte anterior, y el « metacónido » en la parte posterior, ambos del lado lingual. Esta nomenclatura se refiere solamente a los molares, pues se supone que en los premolares el desarrollo de los conos se ha verificado en orden diferente, y se usa otros términos propuestos por Scott.

Los tres conos primarios del tipo tritubercular forman un conjunto que en los molares superiores se llama « trigón » y en los inferiores « trigónido ». Esta componente constituye la parte anterior de los molares. La parte posterior está formada por elementos que se desarrollan secundariamente, formando un conjunto que se señala en los molares superiores con el término de « talón », y « talónido » en los inferiores. El

¹ *Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1874.

² *Amer. Naturalist.*, 1888; *ibid.*, 1897; *Evolution of mamalian molar teeth.*, 1907.

talón está formado, en muchos mamíferos, por un solo cono, el «hipocóno» desarrollado en la parte posterior del cíngulo. En algunos mamíferos, principalmente en los ungulados, se han formado en su parte media dos conos secundarios, llamándose «protocónulo» al del lado anterior y «metacónulo» al posterior. De igual manera, en el talónido aparece, del lado labial posterior, el llamado «hipocónido» y del lado lingual el «endocónido». Además de los elementos mencionados se desarrollan secundariamente otros, pero son menos constantes, variando mucho de un orden a otro. Los molares trituberculares predominan en los mamíferos mesozóicos, mientras en los cainozóicos su forma es mucho más variable, es decir, más evolucionada. Los conos se transforman en puntas más o menos anchas, con cantos cortantes, y en pilares unidos o crestas. Los molares, compuestos de puntas con cantos cortantes que funcionan en forma de tijeras, como por ejemplo, los de los carnívoros, se señalan con el término de «secodontes»; los formados por tubérculos bajos, como los del hombre, «bunodontes»; los de crestas transversales y longitudinales, como los del tapir y rinoceronte, «lofodontes»; y «selenodontes» aquellos cuyas crestas forman medias lunas, como las de los ciervos. A veces existen formas combinadas. Los molares de corona baja y con largas raíces se llaman «braquiodontes», y los de corona alta con raíces cortas o desprovistas de ellas «hipselodontes».

Para las diferentes clases de elementos que constituyen la corona de los molares, Osborn ¹ ha propuesto una nomenclatura adoptada por muchos autores. Hela aquí;

1° El sufijo *cono* se emplea para todas las puntas (cúspides) centrales primarias derivadas de la corona de los dientes, mientras el diminutivo *cónulo* se usa para las puntas intermedias;

2° Todas las puntas (cúspides) o elementos periféricos que se han desarrollado en el cíngulo o en los bordes externos de la corona, se señalan con el sufijo *stilo* (pilar, columna), con la única excepción del hipocóno, que si bien se ha desarrollado del cíngulo, ocupa pronto un lugar en la corona;

3° Las crestas, tanto las transversales como las longitudinales, se componen siempre de dos puntas o pilares y se designan con el término *lofo*;

4° Los prefijos *proto*, *para*, *meta*, *hipo*, *ento*, etc., se refieren a la posición primaria en el orden de su desarrollo, en el estado tricodonte y tritubercular;

5° El sufijo *id* se emplea para distinguir los elementos de los molares inferiores de los mismos de los superiores (emplearemos en castellano el sufijo *ido*).

¹ *Evolution of mammalian molar teeth.*, página 82, 1907.

El uso de los términos *trigón* y *talón* es muy ventajoso para la respectiva región cortante y moliente de la corona de los mamíferos del mesozoico superior y Cainozoico inferior, por tenerse que referir constantemente a la posición de la corona superior con relación a la inferior, como, por ejemplo, en la evolución del tipo secodonte (sectorial) y lofodonte. Referente a la forma de los conos, se llega de la punta simple a las tres modificaciones conocidas, pudiendo distinguírselas por los adjetivos *bunoide*, *lofoide* y *selenoide*. Una combinación de estos términos da un sistema permanente para diferenciar las formas complicadas de los molares de los ungulados, refiriéndose, primero, a la forma del protocono, y después a los paraconos y metaconos. En el molar de *Palaeocypops* el protocono es bunoide y los externos selenoides, así que puede llamarse la corona «bunoselenodonte». En el *Palaeotherium* el protocono es lofoide y la corona lofoselenodonte. *Rhinoceros* es realmente lofodonte, porque todos sus conos son de ese tipo. Estos términos son preferibles a los de tapirodonte, symbolodonte, bathmodonte, loxolofodonte, etc., propuestos por Cope, por estar asociados con tipos genéticos. Esta nomenclatura se basa en la evolución experimentada por el tipo tritubercular, y como resultó no aplicable a los premolares, se suponía que éstos se diferenciaron en forma diferente de la de los molares, por lo que Scott¹ ha propuesto términos especiales para aquéllos, los que han sido aceptados por Osborn para los premolares superiores, adoptando para los inferiores una interpretación diferente.

Referente a la evolución de los premolares, Osborn, en resumen, dice lo siguiente²: «Tomando la complicación progresiva del 4º premolar superior como modelo, el orden de la sucesión de las puntas en éste diente es bastante constante, mientras en los premolares de más adelante hay varias formas de complicación.

En el *primer estadio* el cuarto premolar superior de todos los géneros conocidos del Eoceno basal, en que los premolares presentan la tendencia a imitar a los molares, se complica por la adición de una segunda cúspide en la parte lingual del protocono, llamada por Scott apropiadamente el «deuterocono». Este estadio bicúspide, conservado en la bicúspidez del hombre y otros primates, demuestra claramente que en los premolares el protocono permanece en la parte labial de la corona, mientras en los molares se desliza hacia el lado interno. Por tanto, el deuterocono de los premolares no tiene homología seriaria con ninguna punta de los molares, aunque funcionalmente se vuelva análogo al protocono. Resulta, además, que todas las puntas adicionadas más tarde a

¹ *The Evolution of the premolar teeth in Mammals Proc. of the Acad. Nat. Science of Phil.*, 1892.

² Obra citada, página 195.

los premolares son análogas, pero no seriadamente homólogas a aquellas de los molares.

En el *segundo estadio* la complicación de los premolares consta, en general, en la adición de una segunda punta externa posterior al protocono, la que, por ser la tercera en la serie, Scott la llama «tritocono». Ésta, a su vez, es análoga en posición y función al metacono de los molares. Este estadio del premolar tritubercular, tricúspide y triconodonte imita muy exactamente al molar tritubercular triconodonte y con frecuencia los premolares de tipo tritubercular muestran cónulos intermedios correspondientes en posición a los proto y metocónulos de los molares, pero no homólogos a ellos. El desarrollo gradual del premolar tritubercular queda bien demostrado por series de dientes de *Euprotogonia* y *Phenacodus*; lo exhiben los unglados y creodontes del eoceno medio y superior y perdura hasta el presente en el cuarto premolar carnívoro de los carnívoros, en muchos insectívoros y algunas formas de los *Artiodactyla*.

En el *tercero y último estadio* se añade un cuarto elemento principal a los ya existentes, que Scott ha llamado el «tetartocono» y que corresponde en posición y analogía al hipocono de los molares. Según Scott aparece generalmente en la misma forma como éste, es decir por la adición de una punta en el ángulo posterior interior de la corona inmediatamente detrás del deuterococono. En esta posición ocurren variaciones características para diferentes familias de mamíferos.

Premolares inferiores — La metamorfosis de los premolares inferiores también comienza en el cuarto premolar ¹ y se extiende hacia adelante. Aunque el orden de desarrollo de las puntas es menos regular y constante que en los superiores, pueden compararse con más exactitud con los molares respectivos, es decir, hay más evidencia de homología seria entre las puntas de los premolares y molares inferiores. Puede, por tanto, usarse la misma terminología para ambos. Scott, sin embargo, sostiene un punto de vista distinto y propone varios nuevos términos, que pueden eliminarse por una interpretación algo distinta del desarrollo de estos dientes. Debieran compararse los premolares inferiores, no con los molares de los triconodontes, sino con los de los trituberculados, resultando entonces la evolución de ambos sustancialmente similar. El estadio inicial lo forma la simple punta cónica con una sola raíz, el protocono de *Dromatherium*. Ya en los mamíferos jurásicos aparece en la parte posterior una punta más o menos desarrollada, que corresponde en posición y función al talónido o hipocónido de los molares trituberculares de un tipo como el *Amphitherium*. Este hipocónido permanece en la parte labial de la corona como en los molares y por tanto es más bien

¹ Esto es seguramente un error.

seriadamente homólogo con el hipocónido de los molares trituberculares que con el metacónido de los triconodontes. La mayoría de los unguiculados existentes, así como algunos unguulados recientes y muchos extinguidos, conservan premolares que se alejan poco de este tipo. En el tercer estadio se agrega una punta anterior basal comparable al paraconónido de los molares y que puede considerarse por eso *más o menos* seriariamente homóloga con este elemento. En el cuarto estadio (o en algunos casos, en el tercero), pues el orden de sucesión no es constante, aparece un pequeño cono del lado interno del protocono, correspondiente por su posición al metacónido de los molares de tipo tritubercular de *Amphitherium*, y que luego se desarrolla en forma análoga; es el «deuteroconónido» de Scott. En el quinto estadio se añade del lado interno del hipocónido una punta que ocupa la posición del entocónido de los molares y a la que Scott dió el nombre de «tetartocónido» por considerarlo comparable a la de igual nombre de los premolares superiores. Al terminar estos cuatro estadios, el premolar alcanza una condición análoga a la de los molares tuberculo-sectoriales, es decir, está compuesto por un trigónido alto y formado por proto, para y metacónido, y un talónido bajo, formado por hipo y entocónido. Esta es, en síntesis, la evolución de los premolares según la interpretación de Osborn.

La teoría tritubercular ha sido combatida no solamente por los partidarios de la concrecencia, sino también por los autores que admiten una diferenciación gradual progresiva. Según Woodward ¹ los conos no aparecen en la ontogénesis en el orden que la teoría supone para el desarrollo filogenético. Tanto él como Tims ² llegan a la conclusión que en el maxilar superior el paracono y en el interior el protocono es el más primitivo.

En mi opinión no hay, en realidad, tal diferencia en el desarrollo de los conos primarios entre los dientes superiores é inferiores, ni contradicción entre onto y filogénesis sino una interpretación errónea de homologías. En la dentadura del hombre por ejemplo, el tubérculo anterior externo se ha diferenciado del protocono tanto en los dientes superiores, como en los inferiores, es decir, del cono mediano de la forma triconodonte. Según Osborn y Scott la parte externa de los premolares se compondría del protocono y tritocono y en los molares del paracono y metacono. Demostraré, más adelante, que en los premolares y molares superiores de los unguulados y primates los dos conos principales que forman la parte externa son homólogos. El cono anterior externo en el molar superior señalado por ellos como paracono, es homólogo al anterior externo del premolar, señalado como protocono y el

¹ *Proc. Zoolog. Soc. London*, 1893 y 1896.

² *Journ. Anat. Phys. London*, volúmen 37, páginas 131-149, 1903.

posterior externo del premolar que ellos llaman tritocono, es homólogo al metacono del molar. En muchos premolares y molares superiores el paracono es reducido, formando el elemento que Osborn denominó parastilo. Toda esta confusión de las homologías entre premolares y molares de los ungulados y primates es debida a que se ha tomado como punto de partida un diente de tipo tritubercular, mientras en realidad toda la dentadura se ha diferenciado de una forma triconodonte, en que los tres conos primarios se hallan en una misma fila y en que el cono medio corresponde al protocono. Así se explica que, en el desarrollo ontogenético de la dentadura del hombre, parecía formarse primero en los molares inferiores el protocono y en los superiores el paracono. Se ha confundido a este último con el protocono. El paracono se ha conservado únicamente en el hombre en los incisivos y caninos superiores, mientras en los premolares y molares es muy rudimentario y sólo se le observa en dientes frescos o en estado embrionario.

Gidley ha llegado a conclusiones algo parecidas a las mías. En el resumen publicado por Osborn en la obra mencionada (págs. 223-224) Gidley dice lo siguiente:

«1° Que los dientes de mamíferos mesozoicos, no suministran apoyo a la teoría tritubercular, en lo que se refiere a la posición del protocono y la derivación del diente tritubercular de un estadio triconodonte por el desplazamiento de los conos laterales hacia afuera en los molares superiores y hacia adentro en los inferiores;

«2° Que la evidencia embriológica demuestra que el cono primario es el anterior externo o paracono, y que éste ha conservado su posición en el lado externo en la mayor parte de los molares;

«3° Que concuerda en lo esencial con la teoría de las analogías premolares de Huxley en la forma sostenida por Scott;

«4° Que los molares de los multituberculados, *Triconodon*, *Dryolestes* y *Dicrocynodon* fueron evidentemente derivados independientemente del diente reptil de cono simple; de lo que resulta, que el tipo tritubercular sólo representa una de las diferentes maneras como los molares complicados de los diversos grupos pueden haberse formado;

«5° Que en los molares derivados del tipo tritubercular, el orden de aparición de los conos no es el mismo en todos los grupos y que elementos aparentemente homólogos tienen a veces diferente origen, de lo que resulta, que ninguna teoría de una absoluta uniformidad en la sucesión del desarrollo de los molares complicados puede ser válida para todos los grupos de mamíferos.»

No niego la posibilidad de que pueda haber mamíferos mesozoicos con dentadura tritubercular que se han desarrollado independientemente de los triconodontes como lo supone Gidley. El molar de *Dryolestes* (lám. 1, fig. 1) que él menciona, demuestra precisamente lo contrario. La

parte labial de este molar está formada por tres conos unidos que constituyen el ectolofa y la parte interna por una cresta que se extiende de los conos laterales convergentes hacia el medio de la corona, siendo en esta parte abultada en forma de tubérculo.

Los conos que forman el ectolofa pueden interpretarse como homólogos con las tres cúspides del diente triconodonte y en tal caso el del medio corresponde al protocono, el anterior al para y el posterior al metacono. El cono interno que se forma secundariamente en la cresta convergente interna representa al deuterococono en la aceptación de Scott. De esta interpretación resulta que la forma triconodonte se ha transformado en un molar triangular sin que los conos hayan cambiado de posición.

La transformación del diente triconodonte en el tritubercular se explica fácilmente, sin recurrir a la idea que los molares han evolucionado de distinta manera que los premolares. Osborn suponía que la complicación de los molares comenzó con la aparición de una cúspide en la parte lingual del protocono, estadio bicúspide que se ha conservado, según él, en los premolares del hombre. No cabe la menor duda que esta forma representa en el hombre una diferenciación regresiva, por haberse reducido el para y metacono en la parte labial. Osborn no ha tomado en cuenta los molares de leche, que por lo general representan un estadio anterior al de los premolares, pues sinó habría visto, que los primeros no se componen de dos sinó de cuatro conos, dos externos y dos internos. En molares de leche frescos puede observarse con frecuencia el rudimento del tercer cono en la parte anterior externa que corresponde al paracono del tipo triconodonte. Un estadio bicúspide no existe en los mamíferos mesozoicos en los que se observa con frecuencia un estadio tricúspide, en que los tres conos están colocados en una hilera. Si en mamíferos cenozoicos hay premolares compuestos de un cono externo y otro interno, se notan siempre algunos elementos rudimentarios, que demuestran, que se trata de una transformación regresiva. Todo esto indica que la bicúspidez es el resultado de una diferenciación regresiva y no progresiva.

También en los reptiles la forma de dientes tricúspides es muy común, pero no la de dientes con una punta externa y otra interna, y también en los peces se observa con frecuencia dientes con tres y más puntas en una misma hilera, pero no con una punta interna y otra externa.

Winge ¹ trata de demostrar, que un diente con un cono único se transforma en uno de tres puntas, formándose en el lado anterior y posterior una nueva punta en el lugar donde los dientes del maxilar opues-

¹ Vidensk. Meddel. Naturh. Foren: Kjobenhavn, 1882

to se tocan. Por la acción mecánica se forma según él un tipo de diente tridente o tricúspide, en que la punta media corresponde al protocolo de Cope, por ser el primario y el principal. Según esta explicación la forma del diente con tres conos podría formarse en todas las dentaduras haplodontes, de manera que el tipo triconodonte de los mamíferos mesozoicos podría haberse formado independientemente de los reptiles. En los mamíferos isodontes se observa con frecuencia en los dientes posteriores una complicación gradual anteroposterior pero no transversal, mientras en otros géneros de la misma familia toda la dentadura es haplodonte, lo que indica adaptación y no herencia. Todas las observaciones demuestran que el estadio tricúspide fué anterior a la complicación de la parte interna, como lo admiten Cope y Osborn y que, las funciones mecánicas tenían que ser distintas en la complicación de la corona anteroposterior que en la transversal. Sobre estas funciones mecánicas se ha discutido mucho. Roese, por ejemplo, trató de demostrar que el cambio de posición de los conos no es explicable mecánicamente. Para nosotros basta que la diferenciación de la corona es la consecuencia de adaptaciones y que elementos de diferente origen pueden adquirir forma análoga. La triconodontía de los mamíferos mesozoicos no es prueba terminante que desciendan de reptiles con la misma forma de dientes. Puede tratarse de convergencias, es decir, de adaptación a una forma parecida de alimentación, y en efecto la tricuspidez aparece en reptiles y mamíferos en una misma época.

Gregory ha emitido una nueva teoría que llama «wedge-theory» (teoría de la cuña) y que difiere algo de la tritubercular. ¹ El protocolo en los trituberculados jurásicos no sería neomorfo, desarrollado como en los premolares de los mamíferos terciarios, sino que representaría el «vértice de la corona reptiliana», la que, sin embargo no era un cono simple en sentido de Cope y Osborn. En el estadio anterior al tritubercular los molares superiores e inferiores eran ya de distinta forma, los superiores muy anchos transversalmente, los inferiores cortos en sentido anteroposterior y algo más pequeños. La relación invertida de las cuñas en molares superiores e inferiores es un carácter primario, anterior a la aparición del para y metacono. En los trituberculados jurásicos las cúspides secundarias se formaron aproximadamente en el lugar en que son observadas, sin ningún cambio marcado de su posición. El paracónido, metacónido y talónido se formaron en el cíngulo basal; el paracono en la parte externa de la corona, mientras el metacono brotó del paracono; el parastilo metastilo y metacónulo se formaron muy temprano.

¹ *The orders of Mammals. Bulletin of the American Museum of Nat. Hist.*, volumen XXVII, 1910.

Como se ve, Gregory llega a las mismas conclusiones que Gidley, esto es, que el diente tritubercular no se formó del triconodonte, sino directamente del haplodonte; pero no demostró, en forma objetiva, que el para y metacono se han desarrollado en la parte externa de la corona. En cambio, es fácil demostrar, que el cono interior que Gregory considera homólogo a un diente cónico de reptil, se ha formado secundariamente del cíngulo, como he demostrado en el molar de *Dryolestes*. Además, Gregory recurre, para explicar el origen del diente tritubercular, a una dentadura «cinodonte» desconocida, con molares superiores ensanchados transversalmente en vez de los estadios protodontes y triconodontes; de ahí que su explicación sea mucho más hipotética que la de Cope y Osborn.

También Adloff ¹ cree que aún no está resuelto, si el tipo triconodonte y el tritubercular están realmente relacionados, o si se han desarrollado independientemente.

Pero me parece que no solamente en los mamíferos primitivos, sino también en los más evolucionados existen transiciones entre una y otra forma; así puede observarse en el molar de *Dryolestes*, y más claro aún en *Ictops* la transformación del diente triconodonte en el tritubercular. En los Primates, la parte labial en todos los dientes se compone de tres conos, si bien el primero, correspondiente al paracono, frecuentemente es reducido y a veces ha desaparecido. Pero se le puede observar en los incisivos frescos, en los premolares anteriores y en los molares de leche. La figura 3, lámina I presenta la dentadura de *Otolicnus (Lemur) galago*, según C. G. Giebel ². En la parte externa de los premolares, de los tres conos del estadio protodonte de Osborn, el protocono se eleva en forma de punta, mientras el para y metacono son rudimentarios. En los molares los tres conos labiales son casi del mismo tamaño que en el género *Triconodon*. La parte interna puede verse en la figura 4, que representa un maxilar superior de *Lemur catta* con tres molares de leche y dos molares verdaderos. En el segundo y tercer molar de leche el para y metacono son rudimentarios y el protocono se eleva en forma de punta como en los premolares del género anterior. La cresta en la parte interna es muy poco desarrollada. En el cuarto molar de leche los conos se han transformado en pilares, formando en conjunto el ectolofo. El correspondiente al paracono es rudimentario, el proto y metacono forman dos pilares sobresalientes en la cara labial y terminan en la parte superior en dos puntas; en la parte posterior de esta cara hay otro pilar rudimentario correspondiente al talón. La parte interna se compone de una cresta en forma de media luna, que corresponde al deuterocono de

¹ *Zeitschrift fuer Morphologie und Anthropologie.*; Bd. V, página 371, 1903.

² *Odontographie* página 7, figura 7, lámina III, 1855.

los premolares en sentido de Scott. En su parte anterior y posterior se observan dos tubérculos rudimentarios, el posterior representa el hipocóno. El primero y segundo molar no difieren del cuarto molar de leche.

En fin, los casos en que pueden observarse transiciones entre la forma triconodonte y la tritubercular o mejor dicho triangular, son muy numerosos. Como se ve en ambos casos citados, la transformación se ha verificado sin el cambio de posición de los conos primarios. No quiero decir con esto que no ocurra, que elementos primarios de la forma triconodonte vengan a quedar finalmente en la parte interna; así en la mandíbula de *Arctostylops* según Mathew ¹, en la que se observa (fig. 5, lámina I) que la parte labial del tercer premolar está formada por una cresta longitudinal compuesta por tres conos y la parte interna de un cóngulo como en los molares triconodontes. El primer cono corresponde al paracónido, el mediano al proto y el posterior al metacónido. En el cuarto premolar la cresta formada por estos tres elementos primarios tiene la forma de media luna, quedando el metacónido en la parte interna y los otros dos hacia labial. Esta transformación no es debida a un cambio de posición de los conos, sino a que el talónido se ha desarrollado en la parte externa de la corona. Que el metacónido viene a quedar en la parte interna, puede observarse en muchos Ungulados, mientras en todos los Notoungulados en que se ha conservado el metacónido, éste se halla en la parte externa, habiendo sido la evolución diferente. La figura 6 representa un diente de Notoungulado, de forma triconodonte algo modificado; el protocónido forma una cresta perpendicular en la parte interna, pero los tres elementos primarios se han conservado en la parte labial. En la figura 7, que representa el cuarto premolar, puede verse que el talónido se ha desarrollado en el lado interno de la cresta transformada del protocónido y que el metacónido transformado se halla del lado externo.

Este hecho basta para demostrar que el *Arctostylops* no es un verdadero Notoungulado; probablemente será un Perissodáctilo.

También Röse opina que la dentadura de los mamíferos multituberculados, triconodontes y trituberculados ha evolucionado independientemente. A pesar de ser partidario de la teoría de la «conrescencia», admite la posibilidad que la forma triconodonte se haya desarrollado progresivamente, mientras las multituberculares y trituberculares se habrían formado por fusión de dientes cónicos.

Creo conveniente hacer algunas observaciones referentes a la nomenclatura de Osborn.

Si toda tentativa de establecer un sistema de términos convenciona-

¹ *Bulletin of the American Museum of Nat. History*, volumen 34, página 432, 1915.

les que indique la homología de las componentes de la corona ha fracasado, es por no conocerse aún con exactitud la evolución de la dentadura de los diversos grupos. Es indiscutible que el proceso de la diferenciación ha tenido que ser diferente según la función de la dentadura del respectivo grupo. Aun admitiendo el origen de un mismo diente haplodonte, elementos análogos en cuanto a su forma, no necesitan ser homólogos, como lo ha demostrado Gidley.

Así los dos dientes, lámina II, figuras 1 y 2, que evolucionaron de una forma triconodonte están formados por dos lóbulos separados en la parte interna por una cresta perpendicular, que en su forma no se diferencian en nada y sólo por su tamaño. Ahora bien, el lóbulo anterior del diente, figura 1, representa el paracónido y el posterior el metacónido, la cresta del medio el protocónido, mientras en el de la figura 2 el lóbulo anterior es también el paracónido, pero el posterior es el hipo y la cresta el metacónido, como probaré al tratar los respectivos grupos.

Wortman tiene mucha razón, al decir, que toda nomenclatura basada en supuestas homologías ocasiona confusiones. Tomando solamente la terminología de dos autores, Osborn, que se funda en la teoría tritubercular y Ameghino que toma por base un diente cuadrangular con seis conos (denticulos) que se formó, según él, por la fusión de otros tantos dientes cónicos, se ve que han llegado a resultados completamente distintos. La nomenclatura de Ameghino, establecida sobre un supuesto molar superior primitivo de unguulado, es muy complicada y no ha tenido aceptación. ¹ Tampoco es aplicable a ningún grupo de mamíferos, y considera homólogos a conos primarios con otros que se formaron secundariamente en forma de crestas, por lo que no entro a discutirla.

El sistema de Osborn presenta indudablemente mayor ventaja que cualquier otro propuesto hasta ahora, aunque ofrezca en la práctica, al aplicarlo a diversos grupos, algunas dificultades. Gidley dice al respecto, que ninguna terminología fundada en la homología de conos puede ser aplicable estrictamente a todos los mamíferos, pero aun en el caso de que muchos de los términos propuestos estén basados en homologías erróneas, no es necesario que aquéllos se presten a la más mínima confusión, como dice Wortman. Cualquiera que sea el sistema, los nombres una vez adoptados deberán ser permanentes y no ser transferidos o substituídos debido a cambios en el concepto de las homologías. Los nombres convencionales propuestos por Osborn han llegado a asumir una individualidad que conduce a una significación mucho más definida que cualquier término descriptivo, ya sea de posición o de supuestas homologías. Tienen además la ventaja de ser claros y breves. Por esto y

¹ *Recherches de Morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des Ongulés*, en *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, tomo IX, serie 3^a, tomo III.

por la razón de que resultarían confusiones inevitables por cualquier cambio en una terminología que ya ha entrado en un número tan grande de publicaciones, Gidley opina que la nomenclatura de Osborn debe ser conservada tal como fué originalmente propuesta. Así, el término protocono «*siempre* significa el cono antero-interior principal de un diente normal molariforme, sea ese elemento considerado como originalmente primario o no».

La objeción que los términos no son universalmente aplicables apenas vale la pena de tenerla en cuenta, pues son aplicables ampliamente a la gran mayoría de los mamíferos, y en cualquier caso en que no lo sean, podrá siempre recurrirse a los términos descriptivos de «mera posición relativa».

A mi entender, en la nomenclatura de Osborn no se trata de una cuestión de prioridad, sino de un problema de homología, en especial del orden en que se desarrollaron las componentes de la corona; así el protocono representa un diente cónico primitivo, y no debería usarse este término para un elemento que se haya desarrollado secundariamente.

No participo, por esto, de la opinión arriba mencionada de Gidley y creo que si resulta, que en un molar el cono antero-interno se ha desarrollado secundariamente, no deberá señalarse con el término «protocono», puesto que este nombre fué creado por Cope y Osborn para el cono medio externo de los estadios protodonte y triconodonte por considerarlo homólogo al diente haplodonte. La confusión en los términos de los conos primarios es consecuencia de una interpretación errónea de sus homologías, al suponerse un cambio de posición de los conos en el tipo tritubercular. El mismo Gidley dice, que no existe prueba en los mamíferos mesozoicos de que en los molares superiores los conos laterales hayan cambiado de posición hacia afuera y en los inferiores hacia adentro. Pues bien, si el cono primario ha conservado en los molares, como en los premolares, su posición en la parte externa, no hay razón alguna para llamar protocono a un cono interno que no es homólogo al diente haplodonte.

Las figuras 3 a 8, lámina II, muestran la evolución del tipo triconodonte según Osborn. La figura 3 presenta la relación de los dientes superiores e inferiores del estadio haplodonte; la figura 4, el estadio protodonte del molar de *Dromatherium* con un cono principal y puntas («cúspides») accesorias; la figura 5, el estadio protodonte del molar de *Microconodon* con puntas accesorias y principio de desarrollo del talónido; la figura 6 *a, b, c*, el estadio progresivo del molar triconodonte con cingulo interno. Según la nomenclatura de Cope-Osborn el cono medio en los molares representa el protocono, siendo homólogo el tipo haplodonte; el anterior el para, y el posterior el metacono. La evolución

gradual progresiva puede observarse en el género *Triconodon* (fig. 7). Premolares y molares se componen de tres conos en una misma línea. Aunque el cono anterior y el posterior en los premolares son más reducidos, nada indica que tengan diferente origen, y, sin embargo, los autores los señalan con diferentes términos.

Según la teoría tritubercular, el molar superior con dos conos externos y uno interno, se ha formado debido al desplazamiento del cono medio externo del tipo triconodonte hacia la parte interna, mientras en los premolares el mismo cono habría conservado su posición primitiva y se habrían formado dos conos nuevos, uno en la parte posterior externa y otro medio interno, el trito y deuterococono respectivamente. En los molares inferiores el desplazamiento se habría verificado viceversa; el cono medio habría conservado su posición externa y los dos laterales se habrían trasladado hacia la cara interna.

Hemos visto que Osborn opina que para los premolares inferiores pueden usarse los mismos términos que para los molares, por haber ambos experimentado una evolución similar, y que no debieran compararse los premolares inferiores con los molares de los triconodontes, sino con los de los trituberculados. Resultaría, en este caso, que la dentadura superior por un lado, y la inferior por el otro, de la mayor parte de los mamíferos, se habría diferenciado de diferentes tipos de dientes primordiales. Es cierto que hay algunos géneros mesozoicos con molares inferiores de forma tritubercular, compuestos de un cono externo y dos internos, mientras no se conoce molares superiores formados sólo por dos conos externos y uno interno, y también los molares de los géneros terciarios considerados de forma tritubercular demuestran bien claro que han evolucionado de formas más complicadas.

Osborn ha publicado (pág. 96 de la obra citada) una serie de molares superiores e inferiores del cretáceo superior que considera de tipo tritubercular, y ninguno de los superiores se compone solamente de tres conos, dos externos y uno interno. El lóbulo anterior (trigónido) de los molares inferiores está formado realmente por un cono externo y dos internos, pero unidos por crestas. La parte externa del molar de *Dryolestes* está formada por tres conos y la interna por uno, y el de *Synconodon* tiene dos conos internos y tres externos (figs. 1 y 2 lám. I). En la parte externa de los dos molares de *Pedionys* hay, además de los conos, uno rudimentario anterior y otro posterior, y la parte interna está formada por una cresta en forma de media luna con tres tubérculos en uno, y uno en el otro (fig. 10, lám. II). La figura 8 de la misma lámina presenta un molar de un género no determinado; la parte externa está formada por una cresta longitudinal y la interna por una en forma de media luna.

La figura 9 presenta tres premolares y tres molares del género *Ictops* del oligoceno, que presenta, según Osborn, la condición primitiva de un

molar tritubercular con «rápido desarrollo del hipocono». El segundo premolar está formado por un cono principal con un tubérculo accesorio anterior muy rudimentario y otro posterior algo mejor desarrollado, como en los dientes del estadio protodonte; el tercero, por tres conos externos, siendo el del medio más alto que los dos laterales; mientras su parte interna está formada por un cono medio. La parte externa del cuarto premolar también está formada por tres conos y la interna por una cresta en forma de media luna; hay además en la cara posterior interna un cingulo rudimentario que corresponde al hipocono, además de otro en la parte anterior interna. La construcción de los tres molares es exactamente igual a la del cuarto premolar, sólo que el cono anterior es algo más reducido.

Ahora bien, según la terminología de Osborn el cono medio externo del cuarto premolar representa el protocono y es homólogo al diente haplodonte, mientras en los molares el mismo cono es homólogo al paracono que forma la cúspide anterior del tipo triconodonte. El cono anterior externo de los premolares y molares es llamado por Osborn parastilo y él supone que se ha desarrollado del cingulo; el posterior externo del cuarto premolar representa el tritocono, que según él falta en los molares, donde está reemplazado por el metacono del tipo triconodonte. La cresta interna, de forma de media luna del cuarto premolar, representa el deuterocono, mientras en los molares constituiría el protocono, que forma en los molares triconodontes el cono medio externo. Los términos empleados indican, según Osborn, la homología de las respectivas componentes, resultando que el cuarto premolar y el primer molar, que desempeñan las mismas funciones y presentan una misma construcción, han evolucionado de distintos elementos primarios, interpretación que está en contradicción con todo lo que se observa en el desarrollo filogenético y ontogenético.

Comparando la construcción de los premolares y molares del género *Ictops* con los molares en el estadio protodonte y triconodonte, tal como lo presenta Osborn (figs. 4 a 6, lám. II), resulta que los premolares anteriores representan el primer estadio y el cuarto premolar y los molares el segundo. Pero también en el caso en que los premolares de *Ictops* no presentaran un proceso de evolución progresiva, sino de reducción, la parte externa se habría diferenciado de una forma de diente provista de tres conos colocados en una misma hilera y no de un tipo primitivo bicúspide con un cono externo y otro interno.

Hemos visto que Osborn afirma que en el eoceno basal el cuarto premolar superior, en todos los géneros conocidos, en que los premolares presentan la tendencia a imitar a los molares, se complica por la adición de una punta en la parte interna del protocono y que el estadio bicúspide, que se ha conservado en los premolares del hombre, forma el punto

de partida para la evolución sucesiva de los otros estadios de más complicación. Pues bien, la bicuspidéz se observa únicamente en premolares muy evolucionados, como los del hombre, y por tanto no puede representar un estadio primitivo. Entre los numerosos premolares superiores de géneros cretácicos y del terciario inferior que Osborn cita en la mencionada obra, capítulo VIII, no hay uno solo de forma bicuspidal con un único cono externo y uno interno, como en el hombre.

La terminología de Osborn está basada en el orden de aparición de las componentes de la corona según la teoría tritubercular, la que no es aplicable a gran parte de los mamíferos. Presenta mucha ventaja para la descripción, pero es indispensable introducir en ella algunas modificaciones. Para evitar confusiones, y para establecer el grado de afinidad entre las diversas familias, los términos deben indicar las homologías de los respectivos elementos, y con este fin hay que estudiar la diferenciación en cada grupo por separado.

En los capítulos siguientes me ocuparé exclusivamente de la morfología y evolución del sistema dentario de los órdenes *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates*.

II

El desarrollo y las modificaciones de las componentes en la dentadura superior de los «*Ungulata*», «*Notoungulata*» y «*Primates*»

A. — LA FORMACIÓN DE LA PARTE EXTERNA DE LA CORONA Y SUS MODIFICACIONES SECUNDARIAS

En mis investigaciones morfológicas de la dentadura de los tres órdenes mencionados, he llegado a la convicción que *todos los dientes* se han diferenciado de una misma forma primitiva, compuesta de tres conos colocados en una misma línea, sin pasar por el estadio tritubercular en sentido de Cope-Osborn.

Las figuras 1 a 3 (lam. III) representan tres incisivos del género *Triobodon*, correspondiente al grupo de los *Notoungulata* y que he encontrado en un depósito de tobas volcánicas que contiene restos de dinosaurios y forma parte del cretáceo superior de la Patagonia. Se componen de tres conos redondeados y separados uno de otro por un surco perpendicular en la cara externa, mientras en la interna son planos y separados por ranuras. Puede estarse en duda, si se trata de tres dientes simples anquilosados o de un proceso de evolución progresiva en sentido de Cope-Osborn; pero aun en este último caso siempre será dudoso si estos dientes tienen alguna relación con los de los triconodontes del ju-

rásico. La triconodontia no es prueba de afinidad, pues se observa en dientes de peces, reptiles y mamíferos, que se formaron independientemente unos de otros debido a funciones mecánicas parecidas.

La parte externa (labial) de estos dientes está formada por tres conos y la lingual por una cresta que se extiende de los bordes superiores de los conos laterales en forma convergente hacia el medio de la corona.

Representan, en mi opinión, estos incisivos el plan fundamental del cual se han diferenciado *todos los dientes* de los órdenes *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates*.

Siguiendo la nomenclatura de Osborn para formas triconodontes, el cono anterior sería el para (*pa.*), el mediano el proto (*pr.*) y el posterior el metacono (*me.*). Señalaré la cresta interna que se extiende de las márgenes superiores de los conos laterales en forma convergente hacia el medio de la base de la corona, con el término de «*cresta convergente*», y la fosa que ella forma con el de «*fosa central*».

En las figuras 1 a 10 (lám. III) se ve la transformación gradual de los conos en pilares, los que forman en conjunto la parte externa de la corona señalada por Osborn en premolares y molares con el término «*ectolofó*». Deberá usarse este término para la parte externa de todos los dientes y no solamente de los premolares y molares. En los premolares posteriores y en los molares de los notoungulados, de muchos unguilados y de algunos primados se ha formado un cuarto pilar, que en su modo representa el talón (fig. 10, lám. III y diversas figuras de la lám. IV). Los tres pilares formados de los conos primarios y el talón forman en la superficie externa del ectolofó crestas o aristas separadas unas de otras por sulcos perpendiculares más o menos hondos y terminan a veces en la corona en forma de punta.

Osborn ha propuesto para las cúspides u otros elementos periféricos formados en los cíngulos y las aristas de la superficie externa del ectolofó el término «*estilo*» (*stylus*), con la única excepción del hipocono, que se forma también en el cíngulo. Los elementos que señala con este término son, empero, de diferente origen. Ya Ameghino ha demostrado que el elemento que Osborn señala en el molar de *Rhinoceros* con el nombre de «*parastilo*» no es homólogo con la arista anterior del molar de *Palaeotherium*. Me ocuparé más adelante de este problema. El elemento que Osborn señala, por ejemplo, en el molar del caballo (fig. 2, lám. VIII) con este nombre, no tiene el mismo origen que las crestas perpendiculares en los molares de los *Notoungulata* y *Rhinoceros*, y tampoco son pilares, sino aristas que se formaron en ellos. Tampoco los elementos que se formaron en los cíngulos en la parte externa de la corona son pilares, sino tubérculos o pequeñas cúspides. Además, se verá, que en el cíngulo de la parte interna de la corona se formaron otros elementos importantes, como el hipocono, que deben señalarse también con nombres propios.

Por lo expuesto considero que el término «stilo» debe usarse exclusivamente para los verdaderos pilares que se transformaron de los conos primarios, y no para las aristas, cúspides o pequeños tubérculos. Señalaré el pilar en que se ha transformado el paracono con el término de «parastilo» (*pas.*), al formado del protocono como «protostilo» (*prs.*), y al del metacono como «metastilo» (*mes.*). Al posterior, que representa el talón, podría llamarse «hipostilo», pero como hay otro elemento que se formó del cíngulo, al que se aplica este prefijo, lo señalaré como «tritostilo», por encontrarse en la parte posterior del ectolofa, es decir, en la misma posición como el elemento que Scott señaló en los premolares con el nombre de «tritocono»¹.

Usaré estos términos para todos los pilares que forman el ectolofa en los incisivos, caninos, premolares y molares. El ectolofa forma la pared externa («Aussenwand» de Rüttimeyer).

Los pilares se han modificado secundariamente en forma muy variada. En los incisivos medianos los tres pilares son frecuentemente más o menos de un mismo tamaño (figs. 4 y 7, lám. III). En los *Notoungulata* del cretáceo superior el metastilo del tercer incisivo es más desarrollado y el protostilo forma una cresta sobresaliente en el ectolofa (figs. 5, 6 y 10).

En los caninos el para y metastilo, por lo general, son reducidos y el protostilo se eleva en forma de punta en la corona, formando una arista en la parte externa del ectolofa, mientras el parastilo está a veces reducido a un tubérculo (figs. 2 a 5, lám. IV). Esta reducción se observa también en algunos premolares y molares, y es por esta razón que Osborn lo ha tomado por un elemento que se ha formado en el cíngulo.

Por lo general, los tres pilares formados del para, proto y metacono están menos modificados en los incisivos que en los caninos, premolares y molares, y hay casos en que sólo por la construcción de los incisivos se ve que la dentadura se ha desarrollado de un mismo prototipo. En ningún incisivo y canino se ha desarrollado el cuarto pilar que corresponde al tritostilo; es cierto que en incisivos muy evolucionados, como, por ejemplo, en los del cerdo, se notan en la superficie de la corona, a veces cuatro o cinco pequeñas protuberancias, pero éstas no representan pilares y se trata de tubérculos secundarios, como los que se observan en los cíngulos y que varían mucho. Todos los incisivos superiores de los *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates* se componen de tres pilares, separados

¹ Podría llamárselo simplemente «talón», pero formando un pilar como los otros, conviene señalarlo con el término «stilo». Es cierto que este elemento no forma el tercer pilar, sino el cuarto, pero como Scott ha propuesto el nombre de tetartocono para un elemento de la parte interna, es preferible usar para él el término «tritostilo».

en los dientes normales, no especializados por funciones excepcionales, por surcos perpendiculares. A veces los surcos forman sólo ligeras ondulaciones, como es el caso en el género *Toxodon*, cuyo segundo incisivo tiene la forma de un canino, elevándose el protostilo en punta y formando una arista angular en el medio del lado externo. Hay algunos incisivos de forma cilíndrica o cónica en que los tres conos están refundidos, pero también hay géneros con incisivos muy especializados, por ejemplo, el *Hippopotamus*, *Rhinoceros*, etc., en que se puede reconocer que primitivamente estaban compuestos por tres pilares. Hay casos en que los surcos perpendiculares que dividen los pilares sólo se ven en los dientes frescos, mientras, una vez en función, la superficie externa es casi lisa.

En los premolares anteriores, por lo general, tampoco se ha desarrollado el tritostilo y en algunos, principalmente en los selenodontes, falta también en los molares. Con frecuencia el para y tritostilo se hallan reducidos, y el proto y metastilo forman los pilares principales; pero hay casos en que, a su vez, está reducido el protostilo y el para y metastilo forman los pilares principales. En el último molar del hombre está reducido el tubérculo homólogo al metastilo y el proto y tritostilo forman los conos principales.

En los premolares a veces los tres pilares están refundidos en uno solo, que se eleva en el medio en forma de punta, como en los caninos. Así los premolares humanos no se diferencian casi del canino, a lo menos en su parte externa. Mencionaré algunas de las diferenciaciones más típicas sufridas por los pilares primarios en los premolares y molares.

En casi todos los premolares y molares de los notoungulados el parastilo es reducido, formando una arista angular más o menos prolongada en el ectolofio, que pasa por encima del tritostilo (fig. 2, lám. XIII, maxilar de *Periphragnis*).

En la figura 10, lámina III, que representa la cara labial del tercer incisivo, del canino, de los cuatro premolares y del primer molar de *Distylophorus alouatinus* (cretáceo superior de la Patagonia), puede verse que el protostilo en todos ellos forma una arista muy sobresaliente en el ectolofio y se eleva en forma de punta en la corona. El parastilo es reducido y forma una arista angular anterior; el metastilo es el elemento más desarrollado, y en los premolares como en los molares hay un tritostilo que forma una arista angular posterior.

Las figuras 6 a 15, lámina IV, presentan la cara labial de molares de notoungulados de diversos horizontes geológicos.

En *Pseudopithecus* (fig. 6) del cretáceo superior, los cuatro pilares están separados los unos de los otros en la cara labial por surcos perpendiculares más o menos hondos, el parastilo forma una arista angular anterior y el tritostilo otra más rudimentaria posterior. En los dos molares

de *Transpithecus* (fig. 7) del mismo horizonte falta este pilar y el para, proto y metastilo forman tres pilares, siendo el último algo más desarrollado que los demás.

En el molar de *Asmodeus* (fig. 8) el parastilo es el más reducido, formando una arista angular anterior, mientras el tritostilo es el más desarrollado y los surcos que dividen los tres pilares posteriores son poco hondos. El para y tritostilo del molar de *Lafkenia sulcifera* (fig. 9) son reducidos, formando una arista angular anterior y posterior, respectivamente; y el proto y metastilo forman dos pilares muy sobresalientes en la cara labial. Ambos géneros son del cretáceo superior de la Patagonia. El molar de la figura 10 proviene del terciario basal de la Patagonia y no está descrito. Suponía que pertenecería a una de las especies de *Leontinia* establecidas por Ameghino, pero, comparándolo con los originales de este género, me he convencido, que se trata de un género nuevo y propongo para él el nombre de *Palaeotoxodon primigenius*, por tratarse de una forma de la cual han evolucionado varias familias del suborden de los *Toxodontia*. En este molar, los surcos que separan en la cara labial al para y tritostilo de los pilares medios son muy planos y no forman aristas angulares sobresalientes en la parte anterior y posterior. La figura 11 representa el cuarto premolar o el primer molar de *Archacohyraæ*. En el premolar falta el tritostilo, mientras los otros son casi de un mismo tamaño, y en el molar los cuatro pilares casi lo son. Este género es del terciario basal. En el molar de *Protypotherium*, figura 12, de la formación de las tobas patagónicas de Santa Cruz, el tritostilo es el más grande de todos los pilares. En el molar de *Toxodotherium*, figura 13, de la formación marina entrerriana, los cuatro pilares son de un mismo tamaño, y el para y tritostilo son redondeados y no forman aristas angulares. El molar de *Eutoxodon* (fig. 14), del horizonte mesopampeano, está provisto solo de tres pilares. La figura 15 representa un molar de leche fresco, que aún no ha estado en función.

El tritostilo es rudimentario y el para, proto y metastilo son casi de un mismo tamaño. En todos estos molares se ve bien claro que no se trata de aristas que se formaron de cúngulos, sino de pilares que se transformaron de los conos primarios. La transformación se muestra con toda claridad comparando el incisivo de *Distylophorus* con los de *Trilobodon*, en la lámina III.

En los *Astrapotheria* las modificaciones de los pilares son muy parecidas a los que se observan en el ectolofa de los molares en los *Notoungulados*. Las figuras 1 y 2, lámina V, representan dos premolares de *Grypolophodon*. El para y metastilo son más bajos que el protostilo que se eleva en forma de punta en la corona y los surcos en la cara labial son poco marcados. En el premolar del mismo género (fig. 3), el protostilo forma una arista en la cara labial. En él de la figura 4, probable-

mente el cuarto premolar o primer molar del mismo género hay cuatro estilos; el parastilo forma una arista angular anterior, y el tritostilo otra posterior del ectolofa. El proto y metastilo son poco sobresalientes, mientras en el molar de la figura 5, perteneciente al mismo género forman dos pilares en la cara labial. El ectolofa del molar de *Notorhinus* (fig. 6) es muy plano en la cara labial, pero se puede reconocer los cuatro estilos. En el molar de *Notaminus* (fig. 7), el parastilo forma una arista angular anterior y el protostilo otra aguda, perpendicular, separada de la anterior por un profundo surco. El metastilo es muy plano y más grande que los otros; el tritostilo forma una prolongación hacia atrás del ectolofa. En el molar de *Blastoconus* (fig. 8), la construcción del ectolofa es parecida al del género anterior. sólo que los estilos son más planos, lo mismo que en el molar del género *Megalophodon*, figura 9. Todos los géneros del grupo *Astrapotheria*, en la lámina V, son del cretáceo superior de la Patagonia.

Modificaciones análogas de los pilares en el ectolofa se observan en los premolares y molares de los *Rhinocerotidae*.

La figura 3, lámina VI, presenta la molarización de los premolares del género *Caenopus occidentalis* según Osborn. En todos ellos el parastilo es reducido y forma una arista angular anterior del ectolofa, separada del protostilo por un surco perpendicular en la cara labial. También el protostilo es reducido, formando una arista redonda, perpendicular en la cara lingual y un ligero surco que la separa del metastilo en el premolar A.

En los otros premolares B, C, D, el protostilo se aplana y el surco que lo separa del metastilo desaparece gradualmente, formando los dos pilares en el premolar D, una línea convexa en la cara labial. El tritostilo en los cuatro premolares es muy desarrollado, siendo casi tan grande como el proto y el metastilo juntos, y está separado de este último por un ligero surco perpendicular.

Las figuras 1 y 2 representan la relación topográfica de las componentes del molar de *Rhinoceros* en forma esquemática, según la interpretación de Osborn. Las figuras no dan la forma exacta del molar típico de este género, como puede verse, comparándolo con el de *Rhinoceros Mercki* (fig. 4).

Según la interpretación de Osborn el primer pilar, reducido en forma de arista angular, representa el parastilo, que según él se habría formado del ángulo, no siendo, por tanto, un elemento primario. El segundo pilar en los molares sería homólogo al paracono y en los premolares el protocono y el tercer pilar en el molar correspondería al metacono y en el premolar al tritococono. Osborn no toma, por tanto, en cuenta el pilar posterior que constituye un elemento importante del ectolofa de los premolares y molares, y los conos se hallarían en el surco que divide los

pilares en la cara labial. Esta interpretación es sin duda errónea, y no cabe duda que el ectolofa de los premolares y molares se compone de los mismos elementos primarios.

En la figura 4, que representa la verdadera forma del molar de *Rhinoceros Mercki*, se observa que el parastilo está reducido a una arista angular anterior; el protostilo también está reducido, forma una arista sobresaliente en la cara labial y se halla separado del parastilo por un profundo surco perpendicular y del metastilo por otro muy plano. Este último pilar ocupa toda la parte media del ectolofa y el tritostilo toda la posterior, siendo cada uno de ellos más grande que el para y protostilo juntos. Aquí se ve bien claro que ninguna de las aristas se ha formado del cíngulo.

Las figuras 1 y 2, lámina VII, representan la dentadura de leche de dos individuos de distinta edad de *Tapirus americanus*, y la figura 3, la permanente del mismo. La dentadura de *Tapirus* es considerada de forma lofo-bunodonte, y Osborn la compara con la de los géneros *Lophiodon* e *Hyrachius*. En la figura 177, de su *Evolution of Mammalian Molar teeth* ha publicado tres estadios de evolución que llama tapiroide, lofodonte y rinocerotoide.

Comparando estas figuras esquemáticas podría creerse que los elementos que forman el ectolofa han experimentado una misma modificación, pero la diferenciación de los pilares primarios en el *Tapirus* ha sido muy diferente de la de *Rhinoceros*, y en todo sentido fué más parecida a la de los *Suidae*.

Los pilares del tapir terminan en punta cónica y están separados unos de otros por hondos surcos, tanto en la cara lingual como en la parte superior de la corona, y se asemejan más a los conos de los *Suidae* que a las crestas longitudinales de los *Rhinoceridae*.

El parastilo es reducido a un tubérculo, y como está unido con el cíngulo lateral anterior, parece que se hubiera desarrollado en éste. En los molares de leche se ve, sin embargo, que no es un elemento formado secundariamente, sino una reducción del primer pilar; en el cuarto molar de leche es casi tan grande como el proto y metastilo. Éstos presentan más la forma de conos que de pilares; son redondos en el lado externo, con una quilla perpendicular en la parte interna.

El tritostilo, que en los molares y premolares de los *Rhinoceridae* forma uno de los elementos principales del ectolofa, es muy reducido en *Tapirus* y parece una arista posterior del metastilo que se une al cíngulo lateral posterior.

En *Desmathotherium Guyoti*, subfamilia *Lophiodontinae*, figura 6, lámina VI, el para, proto, y metastilo conservan más la forma de pilares, si bien terminan en punta en la corona. También en *Systemodon primaevus*, figura 5, considerado por Osborn como tapiroide primitivo,

el para, proto y metastilo conservan la forma de pilares y el ectolofa en ambos géneros la de cresta longitudinal, mientras en los molares de leche de *Tapirus* tiene más bien la forma bunodonte de los *Suidae*.

La figura 6, lámina VII, presenta dos molares de leche y un molar permanente de *Cebochoerus minor*, según Stehlin. Comparándolos con los molares de leche de *Tapirus*, resulta que en la construcción del ectolofa no se diferencian casi en nada. El para y tritolofa son reducidos, y el proto y metalofa terminan en punta cónica, de suerte que presentan una forma bunolofodonte como los molares de *Tapirus*.

En los premolares y molares de *Tayassus albirostris*, figura 7, lámina VII, el para y metastilo se han transformado en conos, y el para y tritolofa han desaparecido casi por completo, lo que quiere decir que la forma bunolofodonte de los molares del género *Cebochoerus* se ha transformado en una forma bunodonte típica.

Resulta que el estadio rinocerotoide se transformó en lofodonte, éste en tapiroide-bunolofodonte y este último en bunodonte típico y no viceversa, pues los molares del *Tayassus* son, seguramente, los más evolucionados. Se entiende, que en el caso presente no se trata de afinidades, sino solamente de analogías de adaptación, debidas a funciones mecánicas, pero él nos demuestra que la bunodontía no es un carácter primitivo.

Es creencia muy generalizada que la dentadura de los *Equidae* se ha originado de una forma bunodonte como la presenta el género *Hyracotherium*.

Es ello, seguramente, un error; y la dentadura de *Hyracotherium* ha experimentado un proceso de modificación completamente diferente al de los *Equidae* y de todas las familias de molares lofodontes y selenodontes. Osborn ha tratado de demostrar en forma esquemática la transformación del molar bunodonte en lofodonte. En la figura 161 de la obra citada presenta cuatro estadios de diferenciación: a) *Hyracotherium*; b) *Pachynolophus*; c) *Anchylophus*; d) *Meshippus*, y e) *Anchitherium*. Según él las tres aristas que se observan en los pilares que forman el ectolofa del molar de *Equus* se han desarrollado del cingulo del lado externo. Más adelante se verá que ha homologuizado elementos de la parte interna de la corona, formados de cingulos, con conos primarios y de ahí que haya llegado a conclusiones erróneas. No me ocuparé aquí sino del origen de las componentes de la pared externa de la corona.

El ectolofa de los premolares y molares de la familia *Equidae* está formado por dos pilares principales con tres aristas perpendiculares que sobresalen en la cara labial. Las aristas no forman la parte media de los pilares como en los molares de los *Notoungulata*, *Astrapotheria*, *Rhinocerotidae*, etc., sino que están formadas por los bordes laterales de los

pilares. En los molares de los *Equidae* es difícil constatar con seguridad, si las aristas se formaron en los cíngulos, como trató de demostrar Osborn para el molar de *Anchitherium* (fig. 5, lám. VI), o si se han formado en los mismos pilares como suponía Ameghino. En todo caso existe en la parte anterior otro pilar rudimentario que es homólogo al parastilo. En la figura 2, lámina VIII, que presenta un molar de *Equus* tal como lo ha publicado Osborn, puede verse, que en el lado anterior hay dos aristas separadas por un surco perpendicular; la anterior es homóloga al primer pilar y la otra forma el borde del protostilo. En los molares de leche del caballo puede verse bien el surco perpendicular que separa el primer pilar de la arista del segundo, principalmente en el segundo molar de leche, en que el elemento que corresponde al parastilo conserva la forma de pilar. En los otros éste es más rudimentario. En el segundo premolar, reemplazante del segundo molar de leche, se observa en todos los géneros de la familia *Equidae* el primer pilar correspondiente al parastilo, que seguramente no se ha formado del cíngulo porque forma un elemento independiente de la arista del protostilo. La transformación del primer pilar correspondiente al parastilo, en una arista angular anterior, puede observarse en la figura 4, lámina VIII, que representa los cuatro premolares y los tres molares de *Merychippus rejunctus*. El primer premolar es reducido, pero aun se conoce bien el primer pilar, que está separado del protostilo por un ligero surco en la cara labial. En el segundo premolar el parastilo forma un pilar anterior algo más reducido que el proto y metastilo, estando separado el protostilo en el lado interno por un profundo surco y en el lado labial por otro surco más plano. El proto- y metastilo son en la parte externa cóncavos y en el lado interno convexos, de manera que el ectolofa del segundo premolar está formado por tres pilares separados en el lado interno por dos surcos, y en el lado externo por dos aristas, siendo el primer pilar más chico que los otros dos. Tratándose de un diente en estado de reducción, no es admisible, que el primer pilar, correspondiente al parastilo, represente un elemento formado secundariamente en el cíngulo, que está más desarrollado que en los premolares posteriores y en los molares. En los dos premolares posteriores y en los molares el surco perpendicular que separa el parastilo del protostilo ha desaparecido, y forma una arista anterior perpendicular, que pasa encima de la parte posterior del metastilo como en los notoungulados primitivos.

En *Mesohippus Bairdi*, figura 6, lámina VIII, puede reconocerse en el primer premolar aún el parastilo, que en el segundo premolar forma un pilar casi tan grande como el proto y metastilo. En los premolares posteriores y en los molares el parastilo forma sólo una arista no muy saliente del protostilo. En *Onohippidium Saldiasi*, figura 6, el parastilo es más reducido en el segundo premolar, pero está aún separado de la arista

del protostilo por un ligero surco; en los dos últimos premolares y en los molares ha desaparecido completamente, lo mismo que en el molar de *Hippoplus antiquus*, figura 3. El tritostilo ha quedado completamente reducido, a no ser que esté representado por la arista angular posterior del metastilo.

Una diferenciación parecida a la de los *Equidae* han experimentado los pilares en el ectolofa de los molares del grupo *Litopterna*. La figura 3, lámina IX representa un premolar y tres molares de *Deuterotherium distichum* del terciario basal de la Patagonia. El parastilo es reducido y forma una arista angular anterior, separada por un surco perpendicular del protostilo. El proto y metastilo forman los dos pilares principales y están separados en el lado externo por una arista mediana y en el lado interno por un surco. Ambos tienen en este lado forma de media luna, y en la cara labial forman además otra arista perpendicular. El tritostilo está representado por una arista angular posterior en el metastilo, resultando así que el ectolofa presenta en el lado externo cinco aristas perpendiculares separadas por cuatro surcos. El pilar anterior está formado por la fusión de para y protostilo y el posterior por la del trito y metastilo. *Deuterotherium* es considerado como litopterno primitivo y Ameghino suponía que debe derivar de *Didalodus*, lo que creo imposible. La dentadura de *Didalodus* es muy evolucionada, y de premolares como los presenta este género, no vuelven a formarse dientes como los de *Deuterotherium*. La dentadura de este último es la menos evolucionada entre todos los litopternos conocidos y no la más especializada, como suponía Ameghino, quien dice (*loc. cit.*, pág. 442): «*Deuterotherium* est une forme déjà spécialisée et dans une direction divergente de celle qui conduit a *Proterotherium*.» Es cierto que todos los géneros de la familia *Proterotheridae* se han diferenciado de manera distinta, partiendo de la dentadura de *Deuterotherium*; pero todos ellos son mucho más especializados, y en ninguno se ha conservado el parastilo separado por un surco del protostilo. La diferencia en la evolución consiste en que, en el lado externo del proto y metastilo de los molares de *Deuterotherium* hay una arista perpendicular, mientras en los *Proterotheridae* esta cara es muy cóncava, y que el parastilo ha desaparecido, conservándose sólo en algunos molares de leche.

La figura 2 lámina IX representa la dentadura de *Diadiaphorus majusculus*. La cara labial de los dos primeros premolares es un poco cóncava y desprovista de arista; en la parte interna del segundo premolar se nota un ligero surco, que divide los dos pilares. En los premolares posteriores y los molares hay una cresta media externa y un surco interno que divide los dos pilares correspondientes al proto y metastilo. La cara externa de los dos pilares es muy cóncava con una arista anterior y otra posterior, únicos vestigios del para y tritostilo.

Aún más evolucionado es el molar ¹ de la figura 4 de la misma lámina, que, probablemente, pertenece al género *Protheosodon* proveniente del mismo horizonte que el *Deuterotherium*. El ectolofa está formado por dos pilares que terminan en la corona con dos cúspides. Falta en él todo vestigio de la cresta media externa, en cambio se nota en el lado externo anterior del protostilo y en el del metastilo un tubérculo que sin duda se ha desarrollado en el cíngulo; el posterior es el más grande. Además se distingue en el pilar anterior un parastilo rudimentario. Este género puede ser un precursor de la familia *Macrauchenidae*, pero de ninguna manera el molar de *Oroacrodon* pertenece a la misma línea de evolución, como suponía Ameghino (*loc. cit.*, pág. 550). A juzgar sólo por analogía, más bien podría suponerse que el molar de *Protheosodon* fuese una modificación del de *Trigonostylops*, figura 6 de la misma lámina. Éste se compone también de dos pilares principales terminados por cúspides en la corona, y le falta la arista media externa. En cambio, el parastilo todavía está bien desarrollado, formando un tubérculo anterior en el ectolofa, pero falta todo vestigio del cíngulo del lado externo.

Una construcción algo parecida presenta el molar del género *Heteroglyphis Devoletzkyi*, figura 7. El ectolofa también está formado por dos pilares que terminan por cúspides en la corona y tiene una cresta mediana y otra posterior en el lado externo, la que parece formada en el cíngulo ². En cambio falta todo vestigio del parastilo. Lo más probable es, que en los tres molares se trata solamente de analogías con respecto a la forma de los dos pilares. Los dos últimos molares son del cretáceo superior de la Patagonia.

La figura 9, lámina IX, presenta la dentadura de *Brontotherium tichoceras* según Osborn. La construcción del ectolofa presenta mucha semejanza con la de los *Litopterna*. En el tercer premolar el para, proto y metastilo están bien conservados y terminan en pequeñas cúspides en la corona. Los pilares se diferencian de los de los molares y del cuarto premolar de *Deuterotherium*, por ser la cara labial cóncava en vez de formar una arista. En el lado interno hay un solo surco perpendicular, de manera que el ectolofa parece formado sólo por dos lóbulos. El lóbulo anterior está formado por el para y protostilo; el posterior por el metastilo y una arista del tritostilo. En el cuarto premolar y en los molares el parastilo es muy reducido e indicado sólo por la arista anterior lateral. La cara labial del proto y metastilo es muy cóncava, como en los molares del género *Diadiaphorus* y termina en cúspides en la corona, formando donde se unen los dos pilares una arista media.

¹ ó 4° premolar, véase página 227.

² Ameghino ha publicado (*loc. cit.*, pág. 402) una figura inexacta de este mismo molar y ha tomado la parte posterior por la anterior.

El ectolofa de *Palaeotherium crassum* (fig. 1, lám. IX) presenta una construcción análoga como el del género anterior, sólo que el parastilo es, en todos los premolares y molares, más rudimentario. El ectolofa está formado por dos pilares principales, separados por una arista media externa y un surco interno. Las caras labiales de los pilares son cóncavas y el para y tritostilo están representados por una arista angular anterior y posterior.

La figura 8, lámina IX, representa la dentadura de *Coryphodon testis* según Osborn. El primer premolar es reducido; puede, sin embargo, distinguirse los tres pilares primarios. En el segundo, tercero y cuarto premolar la cara labial es muy convexa, el protostilo se eleva en forma de cúspide, el para y metastilo forman dos crestas oblicuas dirigidas hacia afuera y terminan en aristas angulares perpendiculares, engrosadas en la base de la corona. En los molares el parastilo es separado del protostilo por un surco que atraviesa el ectolofa. Del protostilo se extiende en forma oblicua hacia adentro una cresta que lo une con el metastilo, y de este pilar hay otra cresta en dirección oblicua hacia afuera que lo une al tritostilo. En el último molar hay una sola cresta oblicua que une el proto y metastilo.

Los dientes bunoselenodontes y selenodontes de los Artiodáctilos muestran modificaciones de los pilares de su ectolofa muy diferentes de los anteriores. Osborn (*loc. cit.*) muy poco se ha ocupado de la evolución de los molares de este interesante grupo, y ha prestado sólo alguna atención a la forma bunoselenodonte de los molares de los *Suidae*. En cambio Rüttimeyer, al efectuar un detenido estudio analítico de los molares de los ungulados, compara la forma selenodonte de los rumiantes con la de los caballos ¹.

El plan de los dientes de los Ungulados estaría representado en su forma más simple por los géneros *Tapirus*, *Lophiodon* y *Coryphodon*. Este diente, que Rüttimeyer llama «eigodonte», se compone de una cresta longitudinal externa (Aussenwand) y dos transversales internas (Vorjoch y Nachjoch).

La transformación de los pilares primitivos del ectolofa en los molares de forma bunolofodonte y selenodonte de los *Artiodactyla* puede observarse en *Diplobune Quercyi*, *Xiphodon gracile*, *Anoplotherium latipes* y *Prodremotherium elongatum*.

La figura 1, lámina X, presenta los cuatro premolares y los tres molares de *Diplobune Quercyi*. El ectolofa de los tres primeros premolares se compone del para, proto y metastilo. Seguramente, ninguno de ellos

¹ *Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zu einer vergleichenden Odontographie der Huftiere im Allgemeinen*, en *Verhandl. der naturforschenden Gesellschaft in Basel*, tomo III, fascículo 4, 1863.

se ha desarrollado del cíngulo. Los tres son casi del mismo tamaño, y están separados por surcos perpendiculares. En el cuarto premolar el protostilo ha desaparecido; la cara labial es cóncava; el para y metastilo forman una arista angular anterior y posterior respectivamente.

En los molares el protostilo forma una alta arista perpendicular media, la cara labial del para- y metastilo es cóncava y forma aristas en la parte anterior y posterior, de manera que en la parte externa del ectolofo hay tres aristas perpendiculares. En el lado interno el para- y metastilo son convexos, formando dos medias lunas. En esta dentadura se ve bien claro que la arista media en los molares no se ha formado del cíngulo, sino que se ha transformado del pilar medio de los premolares, quiere decir que el protostilo se transformó en una arista-perpendicular.

La misma transformación gradual puede observarse en *Xiphodon gracile* (fig. 2, lám. X). El primer premolar es algo reducido, en el segundo el protostilo se eleva en forma de cúspide, el para y metastilo son cóncavos en el lado externo y forman aristas en la parte anterior y posterior. En el tercer premolar el protostilo es más reducido y en el cuarto forma solamente una arista perpendicular media. Los para y metastilos son cóncavos en el lado externo. En los molares el protostilo forma una alta arista en el medio y en los para y metastilos dos medias lunas. En los premolares 3 y 4 de *Anoplotherium latipes* (fig. 3, lám. X), los para y metastilos son muy desarrollados y en la cara labial convexos, mientras el protostilo forma un pilar reducido. En el molar el para y metastilo forman los dos pilares principales, o si se quiere, los dos lóbulos, terminando en cúspides en la corona. En la cara labial se nota en cada uno una ligera quilla, y la parte del lado interno es convexa. El protostilo se ha transformado en una angosta arista perpendicular que se une con el cíngulo basal. En la parte anterior del parastilo se ha formado también una arista, lo mismo que en la posterior del metastilo.

Resulta de lo expuesto, que el ectolofo se compone de dos pilares con tres aristas perpendiculares; el primero es homólogo al paracono, el posterior al metacono y la arista media al protocono. Los tres géneros pertenecen al grupo de los bunolofodontes.

Una diferenciación análoga se nota en los *Selenodontia*. La figura 4, lámina XIII, representa los tres premolares y los tres molares de *Prodremotherium elongatum*. En el primero y segundo premolar el para, proto y metastilo son más o menos de un mismo tamaño y forman el ectolofo. El primero tiene más bien la forma de un tubérculo que de un pilar, pero, seguramente, no se ha formado del cíngulo. En el cuarto premolar el protostilo es más reducido y en los molares forma una arista media. Las modificaciones que los pilares primarios han experimentado secundariamente se pueden estudiar bien en la dentadura de los rumiantes.

La figura 5, lámina X, representa los tres premolares y un molar de

una ternera con las coronas poco gastadas. Comparando los premolares con el molar, podría suponerse que los molares de los rumiantes se hubieran formado por la fusión de dos premolares. Cada molar está formado por dos lóbulos, y cada uno se compone de dos pilares, uno externo y otro interno, estos últimos de forma de media luna. Los premolares presentan aparentemente la forma de la mitad o sea de un lóbulo de molar. Rüttimeyer suponía que en los premolares se había suprimido la media luna posterior, mientras la parte externa se compone de los mismos elementos que en los molares.

En el trabajo mencionado dice, refiriéndose a *Anoplotherium*, lo siguiente (pág. 39): « Der hinterste Praemolarzahn bildet hier einen einfachen geschlossenen Halbmond, Man sollte glauben, dass er dem aehnlich ausgebildeten d. h. dem hinteren Halbmond seines Nachbars M 1 entspreche, allein diese Deutung waere offenbar unrichtig, Der Zahn P 1 (último premolar) entspricht vielmehr hauptsaechlich der vorderen Zahnhaelfte von M 1, denn er besitzt den abgeloensten Innenpfeiler b dieser Haelfte, wenn auch nur in der sehr reduzierten Form eines nach vorn und innen absteigenden Sporns oder Schmelzkante, Die hintere Haelfte von M 1 ist an P 1 unterdrueckt bis auf eine ganz geringe Spur, die nur noch eine Art von Basalwulst darstellt. Weit staerker ist dieser rudimentaere Halbmond ausgebildet an dem zweitletzten Praemolarzahn, sowie an dem drittletzten. Dabei scheint die Aussenwand, wenn auch sehr verkuerzt, doch in ihrer Gesamtheit in diesen Zaehnen vertreten zu sein, da sonst ihre an allen Praemolaren sichtbare Mittelkante, welche ja in den beiden Haelften der Aussenwand von Molaren vollstaendig fehlen, keine Erklaerung faende. »

Rüttimeyer ha observado bien acerca de la parte externa de la corona; el ectolofa de los premolares se compone de los mismos elementos primarios que el de los molares, solamente en los últimos el protostilo es más reducido, o, mejor dicho, transformado en una arista media externa y un surco en el lado interno. También en la parte interna de la corona de los premolares están representados los elementos que forman las dos medias lunas en los molares, solamente que no están separados por un surco perpendicular en la cara lingual.

La equivocación de Rüttimeyer consiste en haber interpretado el cíngulo basal posterior en el tercer premolar de *Anoplotherium*, como rudimento de la media luna posterior, mientras, en realidad, se trata de un elemento que corresponde al hipolofa como demostraré más adelante. En los premolares de *Hemiauchenia* (fig. 9, lám. X) puede verse bien la parte que corresponde a la media luna posterior y la del hipolofa, por estar los dos elementos separados por una pequeña fosa transversal. También en el segundo premolar en estado de evolución de una ternera (fig. 6b) se ve la formación de las dos medias lunas y un rudimento del hipolofa.

Por ahora trataré solamente de la parte externa de la corona, es decir, de la transformación de los pilares primarios que forman el ectolofa. La figura 6a representa la cara labial del ectolofa del segundo premolar de una ternera, en el que se puede distinguir los cuatro pilares primarios que forman, como en los géneros de los notoungulados, cuatro aristas perpendiculares separadas por surcos. El primer pilar correspondiente al parastilo es más bajo que los otros y forma una arista angular anterior; el correspondiente al protostilo forma una arista muy sobresaliente y es el más grande de todos; el metastilo es el menos marcado. Se ve, sin embargo, un ligero surco perpendicular que lo separa del protostilo y otro que lo separa del tritostilo, que forma una arista angular posterior. Estos cuatro elementos se ven también observando la corona por su cara superior (fig. 6b). La figura 11a representa la cara labial del ectolofa del tercer premolar del guanaco (*Lama huanachus*), en que se ven bien los cuatro pilares, de suerte que no se trata de un simple fenómeno individual, sino de elementos característicos en dientes que se hallan en desarrollo. Así la ontogénesis demuestra claramente, que ninguna de las aristas se ha formado del cíngulo del lado externo, que falta por completo.

La figura 5 representa los tres premolares y el último molar (de leche?) de una ternera con las coronas poco gastadas, vistos de arriba. El parastilo todavía es poco desarrollado y termina en la corona en cúspide; el lado externo es separado del protostilo por un surco formando una arista perpendicular. El protostilo es mucho más grande, de forma semicilíndrica, y termina también en cúspide. El meta y tritostilo están refundidos, pero aún se notan unos ligeros surcos. Los cuatro pilares forman en conjunto una cresta longitudinal (*Aussenwand* de Rüttimeyer).

En el tercer y cuarto premolar el parastilo aumenta gradualmente de tamaño, es decir, una parte del protostilo se refunde con él, formando el pilar anterior. En el lado interno se forma en el medio del protostilo un surco que divide el ectolofa en dos medias lunas. El meta y tritostilo también están refundidos, formando el último una cresta externa posterior. De estas modificaciones resulta que la parte externa del ectolofa está formada por tres aristas y dos surcos perpendiculares; la arista anterior está formada por el borde del parastilo y el surco anterior se halla en este pilar; la segunda cresta está formada por el protostilo y el segundo surco se halla en el metastilo; la tercer arista es homóloga al tritostilo. La media luna anterior del lado interno está formada, por lo tanto, del para y parte del protostilo y la posterior por el meta y parte del proto y tritostilo.

En los molares, el ectolofa está formado por dos lóbulos que en el lado interno forman dos medias lunas y en el externo cinco aristas.

En el medio de cada uno de los lóbulos se ha formado una arista, o, mejor dicho, una quilla perpendicular, siendo la del lado externo más alta que la interna. Debido a esta modificación cada lóbulo ha adquirido la forma del ectolofa entero de los premolares, lo que ha dado lugar a una homologuización errónea. El lóbulo anterior está formado en gran parte por el parastilo y el posterior por el metastilo. La gran cresta media está formada por el protostilo y el borde anterior por el metastilo. Las quillas en cada lado de los lóbulos se han formado secundariamente. La cresta anterior externa se ha formado del borde anterior del parastilo y la posterior es el rudimento del tritostilo refundido con el metastilo; a veces está separada de este último por un surco perpendicular, como puede verse en la figura 10, que representa el último molar de *Hemiauchenia* visto del lado interno.

Los molares de leche de los rumiantes han experimentado una modificación análoga a los molares permanentes y se podría suponer que los premolares presentan una reducción de la forma primaria, tanto más cuanto falta el primero y en algunos géneros también el segundo premolar. El análisis de los elementos que constituyen el ectolofa, demuestra, empero, lo contrario: son los molares en que las componentes primarias se han modificado, formándose secundariamente elementos característicos de los rumiantes.

Por lo expuesto se ve, que el pilar principal anterior del ectolofa de los rumiantes, lo mismo que el de los géneros *Diplobune*, *Anoplotherium*, *Xiphodon*, etc., no es homólogo con el primero de los *Equidae*, *Litopterna*, *Brontotherium*, etc.

Los premolares y molares de los *Primates* presentan más bien forma bunodonte que lofodonte, pero no cabe duda alguna, que es éste un carácter secundario y que los tubérculos (Höcker) son transformaciones de los pilares que en los ungulados y notoungulados forman el ectolofa. He demostrado más arriba, que la parte externa de los incisivos y de los caninos está formada en los *Primates* del para, proto y metastilo más o menos transformados. De los mismos elementos está también formado el ectolofa de los premolares y de los molares, en los que, con frecuencia, se conserva además el tritostilo. En los *Primates* la parte externa está formada de pilares y no de tubérculos; éstos se forman secundariamente como en los *Suidae*.

La figura 1, lámina XI, representa el maxilar superior con tres molares de leche y dos permanentes de un individuo de *Lemur catta*. En el segundo y tercer molar de leche el para y metastilo es reducido simétricamente y el protostilo se eleva en forma de cúspide. En el cuarto molar de leche y en los permanentes el ectolofa presenta la forma de un diente lofodonte como, por ejemplo, el molar de leche de *Tapirus*; el proto y metastilo terminan en cúspides en la corona, el para y el tritostilo

son algo reducidos, los cuatro pilares están separados en el lado externo por surcos perpendiculares.

En los premolares de *Erythrocebus patas*, figura 3, lámina XI, el para y el metastilo son también algo reducidos y el protostilo termina en cúspide. En el ectolofa de los molares puede distinguirse bien los cuatro pilares; el para y el tritostilo son reducidos y el proto y metastilo forman los dos tubérculos principales de la corona.

Los premolares y molares del género *Alouata caraya*, figura 5, presentan la forma lofodonte; el ectolofa de los premolares forma una cresta longitudinal en los molares y han desaparecido el para y tritostilo; es decir, éstos forman una arista angular anterior y posterior, habiendo, además, una arista media como en los molares del caballo, por ejemplo.

La figura 6 representa la dentadura permanente de *Cebus Capucinus*, y la figura 7, sus molares de leche. En los premolares y molares de leche puede distinguirse el para, proto y metastilo, mientras en los molares permanentes han desaparecido el para y tritostilo, es decir, se han refundido con el proto y metastilo que forman dos tubérculos.

La figura 4, lámina XI, representa un maxilar superior con dos molares de leche y uno permanente del chimpancé. En el tercer molar de leche se distingue bien en el ectolofa los tres pilares correspondientes al para, proto y metastilo; en el cuarto molar de leche y en el permanente el para y tritostilo están refundidos con el proto y metastilo que forman los dos tubérculos principales. Este molar representa una verdadera forma bunodonte. En cambio, el ectolofa en los premolares del orangután forma una cresta longitudinal. A pesar de ser toda su dentadura más especializada y los pilares primarios menos bien definidos, puede, sin embargo, reconocerse en algunos molares el para, proto, meta y tritostilo (fig. 2, lám. XI).

La diferenciación que han experimentado los pilares en el ectolofa puede estudiarse bien en el hombre debido a la gran abundancia de material ontogenético. He revisado la dentadura de los cráneos humanos que posee el Museo (1610, de los que 358 con dentadura en estado de ser examinada) y he notado una mayor variación que la que se conoce de cualquier mamífero. Creo, por tanto, que es difícil establecer un tipo normal de dientes para el hombre actual. No obstante, se ve bien claro el plan fundamental del cual ha evolucionado la dentadura. La mayor parte de los premolares se compone de dos tubérculos o cúspides, una correspondiente al ectolofa y la otra a la parte interna. Como los molares se componen de cuatro tubérculos, algunos autores creen ver en ello una corroboración de la fusión de dos premolares, y consideran la bicuspidéz como carácter primitivo. Tenemos aquí un caso parecido al de los rumiantes, cuyos molares también parecen formados por la fusión de dos premolares. Analizando, sin embargo, las componentes, se ve bien

claro que en el hombre el ectolofa se compone por lo menos del para, proto y metastilo refundidos en un solo cono.

He demostrado más arriba que la parte externa de los incisivos se compone de los tres conos primarios (para, proto y metacono) transformados en pilares y separados por surcos perpendiculares en la cara labial del ectolofa. En el incisivo fresco se observa que los tres pilares terminan en la corona por pequeñas cúspides (fig. 1, lám. XII).

El ectolofa de los caninos se compone de los mismos elementos, sólo que el para y metastilo son más reducidos y el protostilo se eleva en forma de cúspide. Con frecuencia pueden verse en la cara labial los dos surcos que separan los pilares (figs. 2 y 12, lám. XII).

En el ectolofa de los premolares los tres pilares están refundidos en un solo cono sobresaliente en la corona, y lo mismo sucede en el canino. Comparando el premolar de la figura 3 con el canino de la figura 2, se ve bien claro que los dos dientes se componen de los mismos elementos; en los dos premolares del maxilar de la figura 12 se ven los surcos perpendiculares que separan los tres pilares en la cara labial.

En los molares de leche y en muchos permanentes el ectolofa está formado por los cuatro pilares. En la figura 12, que representa la cara externa, puede verse que el ectolofa no difiere fundamentalmente del de los unguilados y notoungulados. El para y tritostilo es reducido, el proto y metastilo terminan en la corona por cúspides, y los cuatro pilares están separados los unos de los otros por surcos perpendiculares.

La figura 10, lámina XII, representa dos molares de leche y dos permanentes de un europeo, y al mismo individuo pertenece el cuarto premolar de la figura 3. Tanto en los molares de leche, como en los permanentes, el ectolofa está formado del para, proto, meta y tritostilo. En el tercer molar de leche los cuatro pilares son casi del mismo tamaño y terminan por pequeñas cúspides en la corona; en el cuarto molar de leche y en los dos permanentes el para y tritostilo son más reducidos y el proto y metastilo forman los dos tubérculos principales. Comparando el ectolofa de los molares de leche del hombre con el de los mismos del tapiro, considerados de forma lofodonte, la única diferencia consiste en que en los del hombre los pilares son menos puntiagudos.

B. — LA FORMACIÓN DE LAS COMPONENTES DE LA PARTE INTERNA DE LA CORONA Y SUS MODIFICACIONES SECUNDARIAS

La construcción de la parte interna de los premolares y molares de los *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates* es más complicada que la de la externa. Para esta parte del diente la terminología de Osborn no responde exactamente al orden de aparición de las componentes y su

transformación secundaria, y de ahí que no sea posible expresar con ella las homologías.

Osborn (*loc. cit.*) dice: «Las crestas longitudinales como las transversales, que se componen siempre de dos o más cúspides o pilares, se señalan con el término: *(-loph)-lofo*» y distingue tres crestas, una longitudinal «ectolofa», una transversal anterior «protolofa» y una transversal posterior «metalofa».

Estos términos corresponden a «Aussenwand», «Vorjoch» y «Nachjoch» de Rüttimeyer.

Según la interpretación de Osborn el ectolofa del molar de *Rhinoceros* se compone del proto y metacono primitivo, el protolofa del protocono y protocónulo; el metalofa del hipocono y metacónulo. En los premolares el ectolofa estaría formado por el proto y tritocono, el protolofa por el deutero y tetartocono, y el metalofa por el metacónulo, que en realidad no existe, ni en el molar, ni en el premolar,

He demostrado en el capítulo anterior que la parte externa de todos los dientes se compone de los mismos elementos primarios, así el ectolofa de los premolares y molares de *Rhinoceros* se compone de para, proto, meta y tritostilo, y, por tanto, el prefijo proto y meta no debe emplearse para ningún elemento de la parte interna.

Hemos visto que los incisivos de *Trilobodon*, que presenta la forma más primitiva de los notoungulados, se componen de tres conos, los que reunidos constituyen el ectolofa. En el lado interno hay un reborde o cresta, que se extiende de los bordes superiores del para y metacono en forma convergente hacia el medio de la base de la corona, formando una gran fosa. Este reborde presenta el aspecto de cingulo y se observa, más o menos modificado, en todos los incisivos, caninos y en los premolares anteriores menos evolucionados, a veces, en los primeros, en esta forma, solo o en los primeros estadios de desarrollo ontogenético. Es éste el elemento del cual se ha desarrollado la parte interna de los premolares y molares de los tres órdenes mencionados. Se trata, por lo tanto, de la componente más primitiva de la parte interna de la corona y no debe confundirse con el cingulo, que se forma más tarde en sus alrededores, y del cual se desarrollan también elementos importantes de la corona. A fin de distinguirlo del verdadero cingulo, señalaremos este reborde con el término de «*cresta convergente*», y la fosa que forma de «*fosa central*». En muchos incisivos y caninos se observa en el medio de la cresta convergente uno o más pequeños tubérculos, y hallamos los mismos tubérculos en los premolares anteriores poco evolucionados. Osborn llama este proceso de evolución «molarización de los premolares». Seguramente no se trata de una diferenciación regresiva, como sostenía Ameghino, quien suponía que los premolares de los primeros ungulados se componían de seis dentículos,

y que las formas más simples son debidas a un proceso de reducción. En tal caso también los incisivos y caninos primitivos tenían que estar compuestos por seis tubérculos, por no diferir la parte interna de muchos de ellos en nada de los primeros premolares.

El desarrollo de la parte interna de la corona de los premolares y molares de forma lofodonte puede observarse bien en el grupo de los *Astrapotheria* del cretáceo superior de la Patagonia ¹.

Las figuras 1 a 5, lámina V, representan cuatro premolares y un molar de *Grypolophodon*. He encontrado estos dientes en un depósito de tobas abigarradas que contienen restos de Dinosaurios, y por esto los considero como provenientes del cretáceo superior. Como los dientes se hallaban sueltos y mezclados con otros restos de mamíferos, no hay plena seguridad que todos ellos pertenezcan a un solo individuo. Tratándose empero, de un estudio de morfología dentaria, no tiene mayor importancia si resultara que fuesen de diferentes géneros, siendo para nosotros lo esencial que muestren una evolución gradual.

Podría discutirse si se trata de una diferenciación en sentido progresivo o regresivo. Según la interpretación de Ameghino, el molar presentaría una forma más primitiva que los premolares; pero, en tal caso tendríamos que admitir, como acabo de decirlo, que también los incisivos se habrían diferenciado de una forma con seis conos, lo que estaría en contradicción con todo lo que se observa en la evolución de los mamíferos.

Para mí no cabe la menor duda que los cinco dientes mencionados representan un proceso de evolución gradual progresiva.

En el primer premolar de *Grypolophodon* (fig. 1, lám. V) se ha formado en el medio del lado interno de la cresta convergente un tubérculo en forma de cono. En el segundo premolar (fig. 2, lám. V) han aparecido varios tubérculos ligados al principal medio. En el premolar de la figura 3, que corresponde probablemente al tercero, los tubérculos se transformaron en una cresta en forma de media luna, siendo en el medio de la corona más baja, como es el caso también en el premolar figura 2. En el lado anterior y posterior se ha formado además un cingulo que se extiende en la base de la corona hasta la parte interna, siendo la cara lingual de la media luna desprovista de él.

La figura 4 presenta el cuarto premolar o primer molar y en él el tubérculo mediano primario se ha desarrollado en una cresta en forma de media luna, que se une en el lado anterior con el para y en el posterior con el metastilo, no formando una ondulación en el medio de la

¹ Algunos autores colocan los *Astrapotheria* entre los notoungulados, pero la construcción de su región temporal demuestra claramente que deben ser ungulados verdaderos.

corona como en el diente anterior. El cíngulo basal se halla más desarrollado en el lado posterior que en el anterior, pero aún no pasa por la parte lingual. La fosa central es poco profunda.

En el molar de la figura 5, la parte interna está también formada por una media luna, la corona se halla algo gastada y por eso la fosa central es más chica. En el lado interno de la corona se nota una escopladura que divide la media luna en dos secciones, la anterior forma una cresta arqueada hacia atrás, la posterior es recta. El cíngulo basal está muy desarrollado y pasa por toda la parte interna; en el lado posterior interno se notan dos protuberancias.

En estos cinco dientes se trata con toda evidencia de modificaciones graduales progresivas y no regresivas, de una «molarización de premolares» en sentido de Osborn. Resulta de esta serie, que primeramente se formó en el medio de la cresta convergente un tubérculo, como se observa en muchos incisivos; luego se desarrolló gradualmente en una cresta en forma de media luna y en la base se formó un cíngulo. La «molarización» consiste en la división de la media luna en dos secciones y en la formación de nuevos elementos en el cíngulo.

La figura 6, lámina V, presenta un molar de *Notorhinus*. La parte interna no se diferencia en su construcción general del molar de *Grypolophodon*; sólo que la cresta que forma la media luna está dividida en dos secciones por un surco que llega hasta la base de la corona. La sección anterior es muy arqueada y más grande que la posterior, que forma una cresta transversal corta. El cíngulo basal se extiende por todo el rededor de la parte interna y presenta un tubérculo en el medio del lado lingual.

El molar de *Notaminus* (fig. 7) es mucho más evolucionado; la media luna se ha transformado en dos crestas transversales, la anterior es arqueada hacia atrás y mucho más ancha que la posterior, también ligeramente arqueada. La fosa central forma un ancho surco o valle; el cíngulo basal se halla interrumpido en la cresta transversal posterior. En la parte lingual se notan varias pequeñas protuberancias, y la parte posterior lateral forma una cresta transversal rudimentaria.

La construcción de la parte interna del molar del género *Plastoconus*, figura 8, es muy parecida a la del molar anterior y difiere de la de ella, sólo en algunos detalles.

En el cíngulo basal se notan tres protuberancias, una en el lado anterior, otra en la parte lingual y una más grande que se une con la cresta transversal anterior. La cresta transversal posterior es reducida y la fosa central transformada en un surco.

En el molar de *Megalophodon* (fig. 9, lám. V) la corona es algo gastada por la masticación, pero se ve que la parte interna está constituida por las mismas componentes como los molares anteriores. La cresta trans-

versal anterior es muy desarrollada, la posterior muy corta y en el cíngulo se notan varias protuberancias. La fosa central se ha transformado en un angosto surco.

Las figuras 10 y 11 representan dos premolares de géneros no determinados, por haber yo encontrado estos dientes sueltos.

Me he abstenido de fundar sobre ellos géneros nuevos, por no ser posible saber, si pertenecen a formas ya descritas o no. No hay duda, sin embargo, que pertenecen al grupo de los *Astrapotheria*. En el premolar de la figura 10, la cresta transversal anterior se halla abultada en el lado interno en forma de pilar; la posterior es más corta y gastada en forma triangular; la fosa central forma un angosto surco. En el cíngulo lateral anterior hay un tubérculo refundido con el pilar de la cresta transversal anterior, y en la parte lingual hay otra gran protuberancia en el cíngulo basal.

La parte interna del premolar de la figura 11 se compone de una sola cresta transversal anterior; la posterior ha desaparecido por completo.

Todos estos dientes provienen de un mismo yacimiento del cretáceo superior de la Patagonia. En ninguno se nota el menor vestigio de conos medios o dentículos que permitan suponer que han evolucionado de un diente de seis conos, como lo admite Osborn para los molares de *Rhinoceros*.

Comparando los molares y premolares de los *Astrapotheria* con los de la familia *Rhinoceridae*, salta a la vista que están contruídos sobre un mismo plan fundamental y que deben haber pasado por un proceso de diferenciación análoga.

He usado, hasta ahora, el término de protofofo para la cresta anterior interna y el de metalofo para la posterior interna, siguiendo la nomenclatura de Osborn.

Resulta, empero, que si se quiere establecer afinidades entre las diversas familias, la nomenclatura de Osborn puede ocasionar dificultades, y no participo de la opinión de Gidley (*loc. cit.*), quien opina, que debe conservarse tal como fué originalmente propuesta, aun en caso de que resulte estar basada en homologías equivocadas. Si se señala un elemento secundario con el nombre de otro primario, tiene ello que ocasionar, forzosamente, confusiones.

Osborn, por ejemplo, señala el pilar que hay en la parte lingual del molar del caballo con el término de protocono; lo considera, por tanto, como un elemento primario del estadio triconodonte, mientras en realidad este pilar se ha formado secundariamente del cíngulo interno, como lo demostraré con toda evidencia más adelante. Y debido a aquella errónea homologización es que se supone, que el molar de los *Equidae* ha evolucionado de una forma parecida al de *Hyracotherium*, lo que no me parece ser el caso.

Osborn ha publicado (véase lám. VI, figs. 1 y 2) un esquema de la relación topográfica de las componentes del molar de *Rhinoceros* basándose en un diente de seis conos. El molar está, como ya lo he dicho más arriba, formado, no por conos, sino por crestas, y éstas tampoco se han transformado como él lo presenta. La figura 4 representa la verdadera forma del molar de *Rhinoceros Mercki*; en él se nota que en la parte posterior del ectolofa hay un importante elemento que también existe en los premolares, pero que Osborn no ha tomado en cuenta. Es el que he llamado tritostilo. El metalofa, según Osborn, sería una transformación del hipocono, lo que considero erróneo. Este último elemento, según Osborn, se ha formado del cíngulo, como los estilos; pero, como forma un importante elemento de la corona, debe señalársele con el término de cono. Ahora bien, la cresta posterior del molar de *Rhinoceros* se ha formado de la cresta convergente primaria y no de un elemento que se desarrolló secundariamente del cíngulo.

El hipocono, o mejor dicho, hipolofa, está representado por una cresta posterior que se une con la gran cresta transversal posterior que Osborn llama metalofa, formando una fosa. La cresta transversal anterior tampoco se ha transformado del protocono que forma parte del ectolofa, sino del elemento que Scott ha llamado deuterococono en los premolares. No puede haber dudas, que las crestas transversales internas tienen en las dentaduras de forma lofodonte, selenodonte, bunodonte y sus combinaciones bunolofodonte, etc., el mismo origen en los premolares que en los molares.

La molarización gradual de los premolares está bien demostrada en los cinco dientes de *Grypolophodon* (lám. V, figs. 1 a 5). Primero se forma en la cresta convergente un tubérculo que constituye el elemento llamado por Scott el «deuterococono». De él se ha desarrollado la cresta transversal anterior, por lo tanto homóloga al elemento anterior y que deberá llamarse «deuterolofa» y no «protolofa». La cresta transversal posterior se formó del tubérculo existente en el lado posterior interno de la cresta convergente, que Scott llamó tetartocono y que, por lo tanto, debe señalarse con el término de tetartolofa. En el cíngulo de la parte interna de los premolares y molares de los *Astrapotheria* primitivos se observan varias protuberancias, de las que dos se desarrollan en importantes elementos de la corona, pero que no son tan constantes como los que se formaron de la cresta convergente. En algunas familias han quedado rudimentarias o se han refundido con las principales componentes internas. El más constante es él que se forma en el cíngulo lateral posterior y que Osborn ha señalado con el término de «hipocono». Este término debe conservarse, pues no puede dar lugar a homologizaciones erróneas; pero forma en la mayoría de los molares una cresta y no un cono, y debería, en estos casos, señalarse con el nombre de «hipolofa».

La otra protuberancia del cíngulo, que se ha desarrollado en un elemento importante de la parte interna, se halla en la parte lingual, generalmente en el medio, entre el deuterolofo y tetartolofo. No es tan constante como aquella, y frecuentemente se halla refundida con el deuterolofo. Es éste el elemento que Osborn ha confundido en el molar del caballo y en los de otras familias con el protocono. Se le puede llamar «entocono», o cuando forma un pilar, lo que es frecuente, «entostilo».

En el molar de *Grypolophodon* (fig. 5, lám. V) se observan en el cíngulo dos tubérculos casi unidos; el anterior corresponde al entocono y el posterior al hipocono.

En *Notorhinus* (fig. 6, lám. V) hay un solo pequeño tubérculo en el medio de la parte lingual y en *Notaminus* (fig. 7, lám. V) tres, en la parte lateral posterior. El cíngulo forma una cresta transversal separada del tetartolofo por un surco y se puede interpretarlo como hipolofo rudimentario. En el molar de *Plastoconus* (fig. 8, lám. V) hay tres tubérculos en la parte interna del cíngulo; uno es pequeño, se halla unido al deuterolofo y representa el entostilo. En *Megalophodon* (fig. 9, lám. V) ellos conservan la forma de tubérculos del cíngulo. En el premolar de la figura 10 hay en la parte posterior interna un gran tubérculo que representa con el cíngulo lateral posterior el hipolofo, y en el anterior interno hay otro en forma de un pilar rudimentario que corresponde al entostilo. En estos dientes se ve bien que todos estos elementos se han desarrollado secundariamente en el cíngulo y que no se trata de conos primarios reducidos.

La figura 3, lámina VI, representa la molarización de los premolares de *Caenopus occidentalis*, según Osborn. En el premolar indicado con C, el cíngulo lateral posterior representa el hipolofo y el elemento que Osborn señala como tetartocono es el entostilo. La cresta señalada por él como metalofo se ha transformado del tetartocono y no del metacono. En el molar de *Rhinoceros* (fig. 4) el entostilo apenas puede distinguirse y se ha refundido con el deuterolofo; el hipolofo es rudimentario, formando, como ya he dicho, una fosa posterior.

Los otros elementos que se formaron del cíngulo son menos importantes y más variables, y frecuentemente están indicados solamente en forma de rudimentos de cíngulos.

Cuando forman pequeños pilares o aristas los señalaré con el diminutivo «stílulo». En el molar del caballo, por ejemplo, se han formado en el cíngulo posterior dos elementos, uno grande, que corresponde al hipocono, y otro más chico, que señalaré con el nombre de hipostílulo. Osborn lo ha llamado hipostilo, pero el término «stilo» debe, como he dicho, usarse solamente para los pilares principales.

Señalaré la arista perpendicular que se forma del borde del parastilo, como «parastílulo», la que se formó del borde del protostilo, como «pro-

tostílulo», y la posterior en el metastilo, como «metastílulo». Estas aristas se hallan generalmente refundidas con las protuberancias que se formaron en el cingulo del lado externo. Me ocuparé de ellos más detenidamente al tratar de los elementos periféricos y centrales de la corona.

El molar de *Rhinoceros* (fig. 4, lám. VI) se compone, según mi interpretación, de las siguientes componentes: El para, proto, meta y tritostilo, que forman el ectolofa; el deuterolofa y un entostilo rudimentario, que constituyen la cresta transversal anterior interna; el tetartolofa, que forma la cresta transversal posterior. Las dos crestas transversales están separadas por un surco medio, que es una transformación de la fosa central y del hipolofa, que en este molar es rudimentario, con una fosa posterior que frecuentemente forma un surco posterior.

Las componentes de la parte interna de la corona se han desarrollado en el mismo orden correlativo en los *Ungulata*, *Notoungulata* y *Primates*, pero se diferenciaron secundariamente en distinta forma. Se observa que los premolares y molares de una familia presentan mayor analogía con la construcción de una familia perteneciente a otro suborden, que con las del mismo suborden. Por ejemplo, la construcción de los premolares y molares del caballo es más parecida a la del género *Diplobune*, perteneciente al suborden *Artiodactyla*, que a la de *Rhinoceros*.

Empezaré el examen analítico de las componentes internas con la forma lofodonte del orden *Ungulata*.

Las figuras 1 y 2, lámina VII, representan la dentadura de leche de dos individuos de distinta edad de *Tapirus americanus*, ambos en tamaño natural. La figura 3 representa (reducida a la mitad del tamaño natural) la dentadura permanente de un individuo joven de la misma especie con coronas poco gastadas y en el que el último molar aún no está desarrollado.

Tanto en los incisivos de leche, como en los permanentes, la parte externa está formada de los tres pilares y la interna por la cresta convergente primaria, lo que se conoce aún en individuos viejos. La figura 4 representa los tres incisivos de un individuo adulto en tamaño natural. En el primer incisivo el parastilo es más grande que el protostilo y el metastilo termina en la corona por dos cúspides, de manera que el ectolofa parece formado por el para, proto, meta y tritostilo, pero en la cara labial se ven sólo dos surcos perpendiculares. En el lado interno hay en la cresta convergente, dos tubérculos correspondientes al deutero y tetartocono, que se unen por unas crestitas transversales con el ectolofa, formando tres fosas medias. El segundo incisivo es de la misma forma y el tercero es caniniforme con el para y metastilo reducidos.

La parte interna de todos los molares de leche está formada por dos medias lunas separadas por un surco medio. En el primer molar de le-

che de la figura 1 se notan dos tubérculos en la parte lingual. El primero es homólogo al deuterococono y el segundo al tetartocono, conforme a la terminología de Scott-Osborn.

El deuterococono está unido con el ectolofó por dos crestas que forman la media luna con una fosa media; la cresta anterior liga el parastilo con el deuterococono y la posterior a éste con el protostilo.

El tetartocono, a su vez, está ligado por dos crestas con el ectolofó formando una fosa media. La primera cresta une el tetartocono con la parte anterior del metastilo y la otra con la parte posterior del mismo pilar.

La parte interna del segundo, tercero y cuarto molar de leche se compone de los mismos elementos, pero éstos están mejor desarrollados. El deuterococono y tetartocono forman dos pilares que terminan en una punta cónica (son los dos *Innenpfeiler* de Rüttimeyer) y están separados por el surco medio (*Quertal* de Rüttimeyer).

La punta del parastilo está ligada con la del primer pilar interno por una cresta transversal que forma el *Vorjoch* de Rüttimeyer. El segundo pilar está ligado por una cresta transversal con la parte anterior del metastilo, constituyendo el *Nachjoch*, del mismo autor. En el primer pilar interno hay otra cresta más corta que se junta con la cresta transversal media (*Nachjoch*), formando así una media luna con la fosa media. En la parte posterior del segundo pilar hay otra cresta, que se refunde con el cíngulo posterior, formando la media luna posterior con su fosa media. Resulta de este análisis, que la parte interna está formada por dos pilares y tres crestas transversales, la primera con su pilar representa el deuterolofó, la media con su respectivo pilar el tetartolofó y la posterior que se forma del cíngulo, el hipolofó, o sea, que la media luna posterior está formada por el tetartolofó y el hipolofó.

El deuterococono y tetartolofó están separados por el surco medio. Además de estos elementos hay un cíngulo lateral anterior y otro rudimentario en el medio de los dos pilares. Éste representa el entostilo que no ha llegado a desarrollarse o que se ha vuelto a reducir en caso de haber existido en los precursores, lo que no es probable.

La figura 2 representa el tercero y cuarto molar de leche de un individuo más adelantado que el anterior. En el tercero la cresta posterior del pilar, homólogo al deuterococono, no se une con la cresta media y en el último molar falta por completo. En él se ve, que la cresta transversal posterior está formada por el cíngulo.

Comparando la dentadura de un individuo adulto (fig. 3) con la de leche (fig. 1), se observan diferencias tan notables, que no cabe dudas, que, si se hallaran estos dientes sueltos en capas terciarias, se los tomaría como de distintos géneros. La media luna está transformada en simples crestas transversales, y en los premolares anteriores forma tubérculos más o menos aislados.

En el primer premolar el deuterococono es muy reducido y el tetartocono forma un tubérculo medio, ligado por el cíngulo lateral posterior con el ectolofa. En el segundo premolar el deuterico y tetartocono forman dos tubérculos separados por el surco medio. Hay en la parte interna de cada uno una cresta transversal rudimentaria, que no forma media luna y que en individuos de mayor edad llega hasta el ectolofa. En el tercer premolar estos tubérculos, que corresponden al deuterico y tetartocono, tienen la forma de dos pilares, el primero de los cuales está ligado por la cresta transversal anterior con el parastilo. La cresta en el lado posterior de este pilar es interrumpida en el medio de la corona, pero forma todavía una fosa media; la del tetartolofa no llega hasta el ectolofa, sino que constituye con el hipolofa una fosa posterior. Las dos crestas transversales están separadas por el surco medio y el entostilo es muy rudimentario, mientras el cíngulo lateral anterior está bien desarrollado.

En el cuarto premolar las crestas del lado posterior de cada pilar se unen con la anterior formando una fosa media, que desaparece en los dientes gastados por la masticación, de manera que forma sólo dos crestas transversales correspondientes al deuterico y tetartolofa. En el primer molar el deuterolofa presenta la misma construcción que en el cuarto premolar, y el tetartolofa está unido con el cíngulo, formando una fosa posterior. El segundo molar está formado por dos crestas transversales principales y una posterior más rudimentaria; la primera forma el deuterico, la segunda el tetarto y la tercera el hipolofa. La construcción del tercer molar, que falta en el individuo de esta figura, es parecida a la del segundo. El desarrollo de la dentadura de *Tapirus*, presenta una evolución interesante. Primero se forman en la cresta convergente dos tubérculos correspondientes al deuterico y tetartocono. Éstos se transforman en la dentadura de leche en dos medias lunas, y en la permanente en dos crestas transversales. Un principio de la formación de las medias lunas se observa también en los incisivos de algunos individuos adultos. Podría suponerse, que la dentadura permanente presentaría una forma más primitiva que la de leche, pues con frecuencia los molares de la primera dentición son más complicados que los correspondientes que los reemplazan, especialmente en géneros con premolares incompletos. En tales casos, los elementos de origen secundario se han vuelto a reducir, o se han refundido con los primarios. En el tapir los premolares son completos, y a pesar de que en el primero se nota una reducción, en los posteriores y en el primer molar el deuterico y tetartolofa se componen de los mismos elementos que en los molares de leche, solamente algo modificados. En este caso no es probable, que de una cresta transversal simple se haya formado otra más complicada.

Es cierto que los géneros del terciario inferior como, por ejemplo, el *Desmatotherium Guyoti* (fig. 6, lám. VI), están provistos de molares, en

que las crestas transversales son simples, pero en este género los premolares son más reducidos que en el tapir. El primer premolar es completamente reducido, en el segundo hay un solo tubérculo interno, correspondiente al deuterococono, y el tetartococono apenas puede distinguirse. En el tercer premolar hay dos tubérculos en forma de pilar unidos cada uno por una cresta transversal con el ectolofa. En el cuarto premolar el primer pilar está ligado por una cresta anterior con el parastilo y además se nota en el lado posterior de este pilar otra cresta corta, como en el correspondiente premolar de *Tapirus*. El tetartolofa es reducido y separado del deuterolofa. En los molares los dos pilares están ligados con el ectolofa por una cresta transversal, en que se nota, en el lado posterior, otra cresta rudimentaria, que forma una ligera fosa media; el hipolofa es muy reducido. A pesar de tratarse de un género del terciario inferior, la dentadura presenta un carácter más evolucionado que la del tapir actual.

En *Protapirus priscus*, del eoceno superior de Europa (fig. 5, lám. VII), el deuterolofa y tetartolofa de los molares conserva más la forma de media luna que en el tapir. En el cuarto premolar el deuterolofa es más reducido que el tetartolofa, que presenta la forma de media luna con una fosa media. En cambio falta en estos dientes el hipolofa.

En el desarrollo ontogenético de la dentadura del tapir no se observa el menor indicio que permita suponer que los molares se han diferenciado de una forma de diente provisto de cónulos medios. Es cierto que en los premolares de *Protapirus simplex* y *obliquidens* (Osborn, *loc. cit.*, fig. 174) figuran cónulos medios que parecen corresponder al tetartolofa. Las figuras publicadas por este autor muestran diferencias notables con la de *Protapirus priscus* del eoceno de Europa. Si existen realmente cónulos en los premolares de los *Protapirus* del oligoceno de Norte América, se tratará de divisiones de crestas transversales y no de formaciones primarias. Divisiones de crestas, y con ello la formación de dos y tres tubérculos, se observan con frecuencia. Todo indica que primero el deuterolofa y tetartococono se desarrolló en forma de media luna y que ésta, debido a funciones especiales, se transformó en una cresta transversal simple.

Una diferenciación parecida debe haber experimentado la dentadura de la familia de los *Suidae*, considerada de forma bunodonte típica.

Es un error suponer que la dentadura de géneros de capas más antiguas tiene que ser en todo caso menos evolucionada que la de géneros más recientes, y tengo la convicción que la bunodontía que se observa en algunos géneros de *Ungulata* y de *Primates* del terciario inferior no es un carácter primitivo, sino el resultado de alguna modificación secundaria especial.

Ya Rüttimeyer trató de demostrar que los tubérculos de los molares

bunodontes de los *Suidae* se transformaron de crestas, y considera la forma lofodonte (cigodonte) como primaria, de la que se diferenciaron los molares de los ungulados. Así dice, que en los géneros *Palaeochoerus* y *Phacochoerus* se nota aún bien el carácter de las dos crestas transversales (Querjoche).

Stehlin, quien ha dedicado un estudio especial a la dentadura de los *Suidae* ¹, dice, que *a priori* podría suponerse que la bunodontía de los *Suidae* recientes fuese especialmente primitiva, pero que, examinando los géneros más antiguos, se ve, con sorpresa, una forma menos sencilla. Cree poco acertada la hipótesis de Rüttimeyer, que el diente lofodonte representado en el tapir sea la forma fundamental de la que se han originado los dientes de los ungulados. Investigaciones más recientes y en mayor material, dice, han demostrado que la lofodontía pura no es primitiva, como no lo son tampoco la selenodontía y bunodontía puras en el sentido de los *Suidae*. En cuanto a la teoría tritubercular (trigonodonte) de Cope, observa, que no podría mencionar en los molares superiores nada que probara con evidencia el plan primordial trigonodonte, y menciona algunos fenómenos que hablan en contra de esa teoría. No obstante, admite como asertada la molarización en sentido de Cope, y explica el proceso que originó la transformación de las medias lunas y crestas en conos, y la formación de tubérculos (*Knötchen*) en los cíngulos.

Ha llamado su atención que los incisivos presenten una construcción tan parecida a la de los premolares, que podrían describirse como tales, y los considera muy especializados.

La dentadura de los *Suidae* es ciertamente muy evolucionada. El tercer incisivo del cerdo no difiere casi en nada del primer premolar en cuanto a la construcción de la corona, y el primer incisivo de leche es más parecido al segundo molar de leche que al tercer incisivo. En la dentadura de un lechón (fig. 8, lám. VII), el borde superior del ectolofa y la cresta convergente son denticuladas en el primero y segundo incisivo y en el segundo molar de leche, si estos dientes son frescos (el primer molar de leche es muy rudimentario). En el ectolofa del primer incisivo se ve bien el para, proto y metastilo, en el segundo molar de leche el parastilo es reducido, pero se distingue bien el protostilo, que termina en cúspide, y el metastilo forma una cresta longitudinal. En la cresta convergente, que presenta el aspecto de cíngulo, se nota el deuterio, tetarto e hipocono. En el tercer molar de leche el parastilo está bien desarrollado y forma un tubérculo tan alto como el proto y metastilo. En el lado interno, el deuterolofa es reducido en forma de cíngulo con numerosos denticulos, el tetartolofa forma un gran tubérculo.

¹ *Geschichte des Suiden Gebisses. Abh. Schweiz Palacont. Gesellschaft*, tomos XXVI y XXVII, 1899.

lo y el hipolofa está representado por un cíngulo lateral posterior. En el cuarto molar de leche el parastilo es muy reducido y el proto y metastilo forman dos grandes tubérculos con muchas rugosidades en el lado interno. El deutero y tetartolofa forman también dos grandes tubérculos muy rugosos, y en ambos se notan ligeras crestas denticuladas como los cíngulos que representan las dos medias lunas primitivas. En el cíngulo del lado lingual se nota un tubérculo en el surco medio que representa el entocono y en el cíngulo lateral hay otro, el hipocónulo. Todos los cíngulos son muy denticulados.

Examinando los premolares y molares de todos los géneros de los *Suidae*, desde el terciario inferior hasta la actualidad, se nota que se trata de dientes que se hallan en continua modificación, lo que también queda demostrado por las numerosas variaciones individuales. Así, por ejemplo, los dientes de un lado difieren de los del otro.

La gran variabilidad de tubérculos en estado de formación que se observan en la corona y en los cíngulos en los géneros del terciario, demuestran claramente, que no se trata de elementos primarios. Los surcos, ranuras y fositas, así como las pequeñas crestas, tubérculos, rugosidades en la corona, dificultan establecer la forma originaria. Sin embargo, todo indica que los tubérculos principales de la parte interna son transformaciones de crestas en forma de media luna.

La figura 6, lámina VII, representa dos molares de leche y uno permanente de *Cebochoerus minor*, del terciario inferior de Europa, según Stehlin. La parte interna del cuarto molar de leche y del molar permanente está formada por dos medias lunas parecidas a las de los molares de leche de *Tapirus* y también la parte externa de la corona, con el parastilo reducido, es parecida a la de este género. El tercer molar de leche demuestra que se trata de una dentadura en estado de reducción, pues la parte interna es menos complicada que el cuarto molar de leche. En el primero el elemento homólogo al deuterococono es muy rudimentario y parece un pequeño tubérculo que se formó en el cíngulo, en cambio el tetartocono es muy desarrollado y tiene la forma de un pilar que termina en punta como en el tapir. En el lado posterior hay una cresta que lo liga al ectolofa, en la interna del tetartocono una arista o quilla sobresaliente a la fosa media. El lado interno del cuarto molar de leche está formado por dos medias lunas, muy parecidas a las del segundo y tercer molar de leche de *Tapirus*. Esta media luna está formada por dos pilares separados por el surco medio; de cada punta del pilar salen en forma divergente dos crestas que lo ligan con el ectolofa, formando las medias lunas con su fosa media. El molar permanente tiene la misma construcción, pero en el cíngulo lingual se nota en el surco medio un pequeño tubérculo correspondiente al entocono. A estos dientes puede señalarse como selenobunodontes, pero no como bunodontes.

Comparando los premolares y molares del género *Tayassus* (fig. 7, lám. VII) con los de *Cebochoerus*, se ve, que están contruidos sobre un mismo plan fundamental y que han experimentado una transformación ulterior como es el caso en la dentadura de leche y permanente en el tapir, pero en vez de transformarse las medias lunas en simples crestas transversales, se formaron tubérculos. En *Tayassus* falta el primer premolar; en el segundo el deuterococono es más desarrollado que el tetartocono; en el tercero este elemento forma más bien una cresta con varias ranuras que un tubérculo; en el cuarto premolar y en los molares la quilla en el lado interno de los pilares es más prolongada que en *Cebochoerus* y se ve claramente las dos crestas divergentes que forman la media luna primitiva. Las fosas medias forman más bien surcos. Tanto los pilares, como las crestas son muy deformadas por ranuras y rugosidades. Los cíngulos son muy desarrollados y denticulados, el entocono falta, o por lo menos es muy reducido. En cambio se nota un hipocónulo y en el último molar hay en el cíngulo lateral posterior varios pequeños tubérculos, muy desarrollados en otros géneros, en que forman tubérculos más o menos grandes.

Comparando la parte interna de la corona de los *Suidae*, *Tapiridae*, *Rhinoceridae*, y de los *Astrapotheria*, no cabe dudas, que se han diferenciado secundariamente de un mismo plan fundamental, pero no de un diente provisto de seis conos, dos externos, dos medios y dos internos. De nuestro análisis resulta, que el proceso de diferenciación ha sido más parecido en los *Suidae* y *Tapiridae* que en estos últimos y los *Rhinoceridae*, a pesar de que las dos últimas familias pertenecen a los *Perissodactyla* y los *Suidae* a los *Artiodactyla*.

Tampoco la parte interna de la dentadura de los *Equidae* se ha diferenciado secundariamente de un molar con cónulos medios como los presenta *Hyracotherium*.

Osborn ha confundido el elemento en el surco medio interno, que se formó secundariamente del cíngulo, con un elemento primario y ha homologuizado las dos medias lunas con los cónulos medios.

Las componentes principales de la parte interna en los premolares y molares están formadas por dos medias lunas, que seguramente no se formaron de cónulos. La figura 7, lámina VIII, presenta un molar de caballo en uno de sus primeros estadios de desarrollo ontogenético y nada indica que las medias lunas se formaron de conos o tubérculos, sino que la cresta convergente se ha dividido por un surco perpendicular medio, como lo hemos visto en los molares de los *Astrapotheria*. La diferencia consiste en que en el molar del caballo las dos crestas transversales son más arqueadas, formando medias lunas, lo que no es el caso en los *Astrapotheria*.

Es verdad que en el desarrollo ontogenético no se presentan todos

los estadios del desarrollo filogenético. Así se observan casos en que elementos primarios y secundarios, por ejemplo, están ya unidos en el primer estadio de su calcificación, mientras otros están completamente separados, de manera que parecen haberse desarrollado de diferentes gérmenes dentarios. Algunos autores ven en este fenómeno una prueba de la fusión de dientes simples, y sin embargo no es más que un proceso ontogenético especial del respectivo género o familia.

En el molar de caballo (fig. 7, lám. VIII) el proto y metastilo presentan ya en las primeras fases de calcificación la forma de dos medias lunas y no de conos, de manera que podría suponerse que las dos medias lunas internas representen dos cónulos transformados. En la parte lingual hay otros dos elementos: el del lado posterior presenta el hipocono, que se formó en el cíngulo; y el anterior es, según Osborn, homólogo al protocono.

En tal caso el mismo elemento en los premolares tendría origen distinto, por ser el protocono homólogo a la media luna anterior externa. Tenemos aquí una de las grandes contradicciones de la interpretación de Osborn. Si ella fuera exacta, el pilar interno-medio en los molares de los bovinos, sería también homólogo al protocono y las medias lunas representarían los cónulos medios. En tal caso resultaría que el protocono falta en muchos *Artiodactyla* y *Perissodactyla*.

Un desarrollo ontogenético muy ilustrativo presentan los premolares y molares de la ternera y por esto lo menciono aquí. En el segundo premolar (fig. 6, lám. X) la parte interna presenta la forma de dos medias lunas con sus respectivas fosas, como en los molares, sólo que la cresta media de las medias lunas es más rudimentaria. En el cuarto premolar (fig. 7) de otro individuo más adelantado, la parte interna ha perdido el carácter de las dos medias lunas; en el lado lingual se ve bien los dos elementos que se formaron del cíngulo. Desaparecen éstos en premolares en función, por refundirse con la cresta. En los molares el anterior de estos elementos está desarrollado en forma de pilar interno-medio, que según la interpretación de Osborn correspondería al protocono, puesto que ambas medias lunas serían homólogas a los cónulos.

Todas estas contradicciones y confusiones en la homologización de las componentes de la parte interna del molar del caballo se deben a la hipótesis que el protocono ha cambiado su posición primitiva externa por la interna. Es por ella que Osborn ha homologizado el entocono, que se forma, como lo he demostrado, en el cíngulo, con el protocono, suponiendo que las medias lunas internas se transformaron de cónulos medios.

Abandonando la hipótesis, que los molares de los *Perissodactyla* y *Artiodactyla* se diferenciaron de una forma de diente provista de seis conos, como la presentan algunos géneros de los *Condylarthra*, todas las contradicciones se desvanecen.

A mi modo de ver, las dos medias lunas en la parte interna de los premolares y molares de los *Equidae* se han formado de la cresta convergente, y tomaron esta forma debido a la división en dos secciones por un surco perpendicular interno, y la formación de crestas medias. El elemento lingual ligado con la media luna anterior se ha formado del cíngulo, y como no forma un cono, sinó un pilar, se debe señalar en este caso con el término de entostilo.

En la parte posterior interna hay dos elementos que se formaron en el cíngulo; el lingual, que tampoco forma cono, sinó un pilar, debe llamarse hipostilo y el lateral posterior se puede señalar hipostítilo. Este último en muchos géneros está refundido con la media luna posterior. En resumen, el molar del caballo está formado por dos medias lunas externas y dos internas. La primera externa es el elemento homólogo al protocono y la posterior al metacono; las dos medias lunas forman tres aristas perpendiculares sobresalientes en la cara labial. La anterior está formada por la fusión del parastilo con el borde anterior del protostilo, la media por los bordes del proto y del metastilo y la posterior por la fusión del tritostilo con el borde posterior del metastilo. La primer media luna interna es homóloga al deuterococono; en el lado anterior la cresta se une con la arista angular anterior, en el medio de la corona con la cresta media de la segunda media luna, que es homóloga al tetartococono y en el lado posterior se refunde con el cíngulo posterior (véase fig. 7). Cada media luna forma una fosa media y en la parte interna hay un surco perpendicular, que divide las dos medias lunas, que en los primeros estadios de calcificación están completamente separadas. En la parte periférica interna hay tres elementos formados del cíngulo; dos son pilares que se observan en todos los premolares y molares de la familia *Equidae*; el tercero en el lado posterior generalmente está refundido con la media luna posterior o apenas indicado. El pilar medio-interno o entostilo, está ligado con la media luna anterior o deuterolofa. Este es el elemento que Rüttimeyer llamó *Innenpfeiler des Vorjochs* y Ameghino *denticule interlobulaire interne* y que no forma parte de los seis denticulos primarios. El pilar posterior interno o hipostilo está ligado a la media luna posterior o tetartolofa la que corresponde al elemento que Rüttimeyer llamó *Innenpfeiler des Nachjochs* y Ameghino *denticule posterieur interne* y que según él constituye uno de los seis denticulos primarios. El pilar lateral posterior o hipostítilo es poco desarrollado y falta, como he dicho, en muchos dientes. Es éste el elemento al que Rüttimeyer llamó *Compressionsfalte des Nachjochs*, y que Ameghino no ha tomado en cuenta, mientras Osborn lo señaló como «hipostilo».

Además, en los molares que están en función, se observan numerosos pequeños pliegues «crochets» que faltan en los dientes frescos y en muchos géneros, y varían en número y forma de un individuo a otro. Uno

de estos «crochets» en la media luna anterior formaría, según Ameghino, el *denticule median anterieur* y uno de la media luna posterior el *median posterieur*, que considera correspondientes a denticulos primarios. Considero errónea esta homologuización; los «crochets» no se forman de elementos primarios, sino secundariamente de las crestas, como sucede también en los notoungulados primitivos, en los que aparecen numerosas pequeñas crestitas perpendiculares en la parte interna del ectofo. También a éstas Ameghino las homologuiza con denticulos primarios. Hemos visto que también en los molares de los *Suidae* se forman plieguecitos y rugosidades análogas en las crestas, los conos y los cíngulos.

Las componentes mencionadas, más o menos modificadas, existen en todos los géneros de los *Equidae* ¹.

La figura 1, lámina VIII, representa tres molares de leche de *Parahippus cognatus* del mioceno de Nebraska. Las componentes principales de la parte interna se hallan formadas por dos pilares, el anterior es homólogo al entocono y está ligado con la cresta anterior, que en los molares del caballo forma la media luna correspondiente al deuterolofo. La posterior es homóloga al hipocono y ligada con la cresta anterior de la media luna correspondiente al tetartolofo. En dientes con la corona más gastada ésta parece formada por dos crestas transversales, pero en el tercer molar de leche de la figura 1 se ve bien que los dos pilares están separados del deuterio y tetartolofo, que no forman medias lunas, sino que están divididos en dos crestas rudimentarias. Es esta reducción y división de las medias lunas la que ha dado lugar a la suposición que se han transformado de cónulos medios, pero en tal caso se habrían formado de cuatro y no de dos cónulos, porque hay cuatro crestas medias rudimentarias.

Tenemos aquí uno de los casos de homologuización errónea, ya mencionada, que conviene aclarar. Según la interpretación de Osborn, la parte interna de los premolares de los caballos estaría formada por el deuterio y tetartocono y por el proto y metacónulo y en los molares los dos pilares principales serían homólogos al proto e hipocono. De esta homologuización resultaría que los elementos principales son de distinto origen en los premolares y molares y que tenemos dos elementos medios en los molares de leche del género *Parahippus*, que faltan en el molar de seis conos primitivos. En realidad, los dos pilares de la parte lingual son homólogos con el ento e hipocono, que se formaron del cíngulo, tanto en los premolares como en los molares, y el deuterio y tetartolofo, que forman en los dientes de caballo las dos medias lunas, están divididos en dos crestas rudimentarias.

¹ Schlosser divide la familia *Equidae* en cuatro subfamilias: *Hyacotheria*, *Palaeotheria*, *Anchitheria* y *Equinae*, cada una con dentadura diferenciada de manera distinta.

En el género *Merychippus rejunctus* (fig. 4, lám. VIII) el entostilo está refundido con la parte anterior del deuterolofa, que ha perdido el carácter de media luna, habiendo desaparecido la parte posterior, que en el género anterior está todavía representado por una cresta media, rudimentaria. El surco medio se junta con la fosa media de la media luna anterior primitiva. El hipostilo también se refunde con el tetartolofa, que aún conserva la forma de media luna en los premolares y en el primero y segundo molar.

En el tercer molar ha desaparecido la parte posterior del tetartolofa. En los premolares se distingue todavía el entostilo, debido al surco perpendicular en el lado anterior; éste ha desaparecido en el primer molar, pero aún se conoce en el segundo y tercero. El hipostilulo es rudimentario y se conoce sólo por el pequeño surco en la parte posterior interna de la media luna; en el segundo y tercer molar forma un tubérculo.

En los premolares y molares del *Hypohippus Osborni* (fig. 5, lám. VIII) el deuterolofa y tetartolofa conservan la forma de media luna. El entostilo está unido con el deuterolofa; solamente en el último molar forma un pilar aislado, mientras en los premolares y molares el surco medio no llega a la fosa media de la primer media luna. El hipostilo en los premolares y en el primer molar está refundido completamente con la media luna, correspondiente al tetartolofa, pero se conoce bien en el segundo y tercer molar, en los que se ve también el hipostilulo. La figura 6, lámina VIII, presenta los tres premolares y molares de *Onohyppidium Saldiasi* (*Parahipparion* de Sefve) del loess pampeano. En él el deuterolofa y tetartolofa forman medias lunas, pero en ninguno de estos tres dientes el surco medio llega hasta la fosa media de la media luna anterior. El entostilo e hipostilo están ligados con las respectivas medias lunas; el último es más chico que el primero y el hipostilulo está apenas indicado. En todas las crestas se observan pequeños pliegues en forma de «crochet» que en *Merychippus* faltan por completo, y en *Hypohippus* apenas están indicados.

Por este análisis se ve bien, que en los géneros mencionados la parte interna está formada de las mismas componentes de origen común, pero que sus modificaciones son algo diferentes. Estas modificaciones demuestran que el *Merychippus rejunctus* puede ser un descendiente del *Parahippus cognatus*, pero el *Hypohippus Osborni* no, porque conserva la forma de las dos medias lunas internas. *Onohyppidium*, *Hippidium*, *Hipparion* y *Equus* no pueden descender, ni de *Parahippus*, ni de *Merychippus*, ni directamente de *Hypohippus*, pero todos derivan de un mismo tipo primitivo, lo que no es el caso con *Hyracotherium*, *Palaeotherium* y otros géneros que figuran en esta familia y de ningún modo con los géneros *Notohippus*, *Interhippus*, *Nesohippus*, etc., como se empeña en demostrar Ameghino.

La figura 1, lámina IX, presenta la dentadura de *Palaeotherium crassum*, según Blainville, que en un tiempo se consideraba precursor del caballo. En él no se formaron medias lunas, y no ha llegado a desarrollarse, ni el entocono, ni el hipocono en el cíngulo. La construcción de la parte interna de los dientes es algo semejante a la del molar de *Rhinoceros*. El primer premolar es reducido, en los otros premolares y molares la parte interna está formada por dos crestas transversales, la anterior corresponde al deuterio, la posterior al tetartolofo. En los premolares las dos crestas transversales se juntan del lado lingual, formando una fosa central; en los molares están separados por el surco medio. El cíngulo basal ha conservado su forma primitiva; no se ha desarrollado, como he dicho, ni el entocono, ni el hipocono, apenas se nota un pequeño tubérculo en el medio de las crestas transversales. El tetartolofo se une con el cíngulo lateral posterior, formando una fosa posterior en los molares.

Comparando los molares de *Palaeotherium* con los de *Diadiaphorus* (de los depósitos de Santa Cruz), podría creerse a primera vista, que la parte interna está construída de los mismos elementos, pues en ambos géneros hay dos crestas transversales. La figura 2, lámina IX, presenta los premolares y molares de *Diadiaphorus majusculus* según Scott. Comparando las dos crestas transversales de los molares de este género con las de *Palaeotherium*, parece que se tratara de elementos homólogos. Estudiando, empero, la evolución de la dentadura de los litopternos, resulta, que la cresta transversal posterior en el molar de *Diadiaphorus* es homóloga al hipolofo, mientras en *Palaeotherium*, como hemos visto, lo es al tetartolofo y que en este último género el hipolofo falta o está representado sólo por el cíngulo basal.

La figura 3, lámina IX, representa el cuarto premolar y los tres molares de *Deuterotherium distichum* del terciario basal de la Patagonia (fauna *Pyrotherium* de Ameghino), el representante más antiguo de los litopternos. La parte interna del cuarto premolar está constituída por tres crestas transversales, separadas en el lado lingual por surcos perpendiculares. En el segundo molar estos elementos tienen más la forma de pilares; el anterior que está unido por una cresta con el ectolofo corresponde al deuterolofo; el segundo es homólogo al tetartolofo y el tercero es el hipolofo. Los tres elementos se tocan en la cara lingual, pero están divididos por surcos perpendiculares. En el primer molar el deuterio y tetartolofo están refundidos en una sola cresta transversal. En el lado anterior hay un cíngulo, que presenta un pequeño tubérculo en el medio del deuterio y tetartolofo, que se puede interpretar como entocono rudimentario, y que no llegó a desarrollarse en los litopternos.

En la dentadura de *Diadiaphorus* encontramos los mismos elementos que forman la parte interna en los molares de *Deuterotherium*. En el

primer premolar la parte interna está formada por la cresta convergente y apenas se distinguen dos pequeños tubérculos. En el segundo premolar el deutero y tetartolofos están unidos en una sola cresta de forma de media luna; en el medio de la cara lingual se nota un ligero surco perpendicular y otro en el lado interno, más marcado. El hipolofos está refundido con el tetartolofos, pero se distingue por la pequeña fosa posterior. En el tercero y cuarto premolar el deutero, tetarto e hipolofos están unidos en una sola cresta, formando una sola gran fosa central.

Los tres elementos presentan forma de pilares; en el lado interno de la cresta están separados por surcos perpendiculares que en el lado lingual apenas se reconocen. En el lado anterior e interno hay un fuerte cíngulo. En la fosa central se nota un tubérculo, que es el resto de la cresta transversal, que une en el segundo premolar el tetartolofos con el ectolofos. En el primero y segundo molar el deutero y tetartolofos están refundidos en una sola cresta transversal anterior, de la que apenas se puede conocer que está formada por dos elementos; en el segundo, de corona menos gastada, se nota todavía la forma de pilares y el tubérculo que representa la cresta posterior del tetartolofos y que en el primer molar está refundido con el ectolofos; en el tercer molar el deutero y tetartolofos están reducidos a tres conos, uno grande y dos más reducidos, de manera que este diente parece provisto de cónulos medios. Se trata, sin embargo, de una transformación de crestas algo parecida a la que hemos visto en los dientes de los *Suidae*. El hipolofos, en los molares, está separado completamente del tetartolofos por un surco, pero éste no es homólogo al surco medio, sino a la fosa posterior. En el último molar el hipolofos conserva la forma de cíngulo basal.

Por este análisis se ve bien claro, que el proceso de diferenciación en el *Diadiaphorus* y *Palaeotherium* ha sido muy distinto, a pesar de la analogía que presentan los molares.

El suborden *Litopterna* se divide en dos familias: los *Protheroheridae*, a la que pertenece el género *Diadiaphorus*, y los *Macrauchenidae*. A pesar de la gran semejanza que presenta la construcción de los pies de las dos familias, la evolución experimentada por la dentadura superior ha sido muy diferente. No se conocen dentaduras de verdaderos litopternos del cretáceo de la Patagonia. Los géneros de la familia *Protheroheridae*, que Ameghino menciona de las capas de la fauna *Nothostylopense*, no son litopternos; los primeros representantes de este suborden aparecen recién en la fauna *Pyrotheriense* (terciario basal), y los dientes de las dos familias encontrados hasta ahora son muy escasos.

La figura 4, lámina IX, presenta el cuarto premolar de *Protheosodon* del terciario basal, único diente superior (de esta capa) que no deja dudas de pertenecer a la familia de los *Macrauchenidae*. En las capas más recientes los restos de esta familia no son escasos, pero no teniendo

dientes en estado fresco, es más difícil que en cualquier otra dentadura de ungulados de interpretar su construcción originaria.

La parte interna del premolar (fig. 4) está formada por un tubérculo medio, que está unido con el ectolofó por dos crestas, formando una fosa central.

En el lado anterior y posterior hay otras dos crestas en forma de cíngulos, que se unen en el ectolofó y el tubérculo medio interno y forman un surco perpendicular en la parte lingual. En el segundo molar del género *Scalabrinitherium* de los depósitos entrerrianos (fig. 5, lám. IX), el tubérculo medio interno se ha transformado en dos pilares; el anterior, que se une por una cresta transversal con el protostilo, representa el deuterolofó; el posterior, unido con el metalofó, corresponde al tetartolofó; la fosa formada por las dos crestas transversales es muy reducida, mientras el surco en la parte lingual es más profundo, y en él se ha formado otro pilar menos desarrollado que forma el entostilo. El cíngulo en la parte anterior se ha desarrollado en una ancha cresta transversal que se junta con la media del deuterolofó, que forma una gran fosa anterior interna. El cíngulo por el lado posterior se junta también con la cresta transversal del tetartolofó, formando una fosa posterior interna. Esta parte del cíngulo representa el hipolofó. Resulta de este análisis, que la parte interna de los molares de *Scalabrinitherium* está formada de una cresta transversal anterior, que se forma del cíngulo o de la parte anterior de la cresta convergente primitiva, de dos crestas transversales medias, formadas por el deuteró y tetartolofó y de una cresta posterior que forma el hipolofó. Además tenemos una fosa anterior interna, una central y una posterior interna, un surco medio y un entostilo. En el último molar el entostilo e hipolofó son menos desarrollados que en los molares anteriores.

A medida que se gasta la corona desaparece el carácter de las crestas transversales, quedando en la superficie de la corona solamente las fosas en forma de tres islotes de esmalte. En el segundo molar de *Macrauchenia* se ven generalmente cuatro de ellos. El anterior corresponde a la fosa anterior interna; el del medio a la fosa central; en el lado lingual hay otro central que corresponde al surco medio, y el posterior interno corresponde a la fosa posterior.

En el molar de *Trigonostylops* (fig. 6, lám. IX), del cretáceo superior de la Patagonia, la formación de la parte interna ha sido parecida a la del premolar de *Protheosodon*; en el medio de la cresta convergente se ha formado también un pilar que está unido con el ectolofó por dos crestas que forman la fosa central.

La diferencia consiste en que la parte anterior de la cresta convergente es menos desarrollada y conserva más la forma de cíngulo. La parte posterior forma un hipolofó.

En el molar de *Heteroglyphis Devoletzkyi* (fig. 7, lám. IX), la parte interna es más evolucionada. A primera vista parece provista de cónulos centrales, y así lo ha interpretado Ameghino. Se ve, empero, que primitivamente estaba formada por un pilar central interno, unido, como en el molar anterior, por dos crestas con el ectolofa. En el medio de la cresta anterior se ha formado un *crochet* que Ameghino ha tomado por un denticulo primario; en el lado medio posterior la cresta convergente se ha dividido en dos pilares; el anterior, con una cresta y *crochet*, representa el deuterolofa, y el posterior, con su cresta menos desarrollada, forma el tetartolofa. El hipolofa está bien desarrollado. Este diente proviene de una capa de arenisca debajo de la formación de la toba de transición de Gaiman (río Chubut) y que probablemente es de edad cretácea.

En los tres primeros premolares de *Coryphodon* del eoceno de Norte América (fig. 8, lám. IX), se ha formado también en la cresta convergente un tubérculo central interno y en el cuarto premolar dos pilares unidos por crestas con el ectolofa. El anterior corresponde al deuterolofa y el posterior al tetartolofa, faltando el hipolofa; en cambio, hay un cíngulo lateral anterior. En los molares el deuterolofa forma la cresta transversal principal, siendo el tetartolofa rudimentario; en el último molar es algo más desarrollado. El hipolofa conserva la forma de cíngulo y además hay un fuerte cíngulo lateral anterior, que afecta la forma de una cresta transversal anterior. Un entostilo no ha llegado a desarrollarse en ninguno de estos dientes.

En *Brontotherium tichoceras* del oligoceno de Norte América (fig. 9, lám. IX), la parte interna de los premolares está formada por dos tubérculos; el anterior representa o, mejor dicho, substituye, al deuterolofa y el posterior al tetartolofa (?); en el último molar los dos tubérculos están refundidos. En estos dientes falta el hipocono; solamente en el último molar está representado por un cíngulo lateral posterior con un pequeño tubérculo; también en el cíngulo lateral anterior se nota un pequeño tubérculo medio.

En los *Artiodactyla* se distinguen tres formas de dientes: bunodontes, bunolofodontes y selenodontes.

De la forma bunodonte de los *Suidae* me he ocupado al tratar de la lofodontía de los *Tapiridae*, que se han originado de un plan fundamental análogo y que han experimentado, como hemos visto, una modificación secundaria muy complicada. Una modificación secundaria igualmente especial han sufrido también los *Hippopotamidae*, pero no puedo entrar en su análisis por falta de material.

Tampoco dispongo de originales para el grupo de los bunolofodontes, pero la construcción de su dentadura es menos complicada, y la diferenciación que han experimentado se ve bien claro en las figuras publicadas.

La figura 3, lámina X, presenta el tercero y cuarto premolar y el primer molar de *Anoplotherium latipes*, según Zittel. La parte interna del tercer premolar está formada por la cresta convergente con una arista sobresaliente en la cara lingual que la divide en dos secciones; la anterior corresponde al deutero y la posterior al tetartolofa. En el lado posterior hay un cíngulo bien desarrollado que representa el hipolofa. En el cuarto premolar el deutero y tetartolofa están separados por el surco medio; en el medio del deuterolofa se observa un surco perpendicular y una pequeña cresta que se puede interpretar como entostilo. El cíngulo en el lado posterior está poco desarrollado. En el molar se distingue en la parte interna tres pilares; el anterior poco desarrollado, unido por una cresta con el ectolofa, corresponde al deuterolofa; el medio, muy desarrollado en forma de cono, representa el entostilo, y el posterior unido por dos crestas con el ectolofa en forma de media luna, el tetartolofa. En este molar falta todo vestigio del hipolofa, pero hay, en cambio, un cíngulo en el lado anterior.

Una estructura algo parecida presenta la dentadura de *Diplobune Quereyi* (fig. 1, lám. X). La parte interna de los tres primeros premolares está formada por la cresta convergente en la que se ven algunos pequeños tubérculos. En el cuarto premolar la parte interna está formada por un pilar que termina en una punta unida por dos crestas con el ectolofa y además hay un cíngulo en la parte lingual. La parte interna de todos los molares está formada por tres pilares como en el género anterior; el primero, unido por una cresta transversal con el ectolofa correspondiente al deuterolofa, es el menos desarrollado; el del medio correspondiente al entostilo, forma un gran cono, y el tetartolofa una media luna. En ninguno se ha llegado a formar un hipolofa.

En *Xiphodon gracile* (fig. 2, lám. X), la parte interna de los tres primeros premolares también está formada, como en *Diplobune*, por la cresta convergente en la que casi no se notan tubérculos. Los cuartos premolares de ambos géneros casi no difieren en su lado interno. En *Xiphodon* se nota una ligera separación del deutero y tetartolofa, y el cíngulo lingual es menos desarrollado. Los molares, en cambio, presentan notables diferencias en la construcción de la parte interna. El deutero y el tetartolofa forman dos medias lunas; el entostilo, que en el género anterior forma un gran cono, apenas está indicado por un pequeño tubérculo en el surco medio. Tampoco en estos dientes se ha desarrollado un hipolofa.

La figura 4 de la misma lámina representa la dentadura de *Podromotherium elongatum*, perteneciente al grupo de los *Selenodontia*. Difiere del género anterior sólo en pequeños detalles y es de dentadura más reducida, faltando el primer premolar. En el segundo y tercer premolar la cresta convergente es reducida, con un tubérculo medio; en el cuarto

está más desarrollada, formando un pilar unido por dos crestas en forma de media luna con el ectolofa. En el primero y segundo molar el deuterio y tetartolofa forman dos medias lunas; en el último, el tetartolofa es reducido; el endostilo apenas está indicado, y tampoco se ha formado en ninguno de estos dientes un hipolofa.

En los cuatro géneros mencionados la cresta posterior del tetartolofa se ha refundido con el cíngulo posterior, y por esta razón falta el hipolofa.

De la construcción de la parte interna de los molares de los bovinos ya me he ocupado ligeramente al tratar de los elementos externos.

La parte interna de los molares de leche y de los permanentes de los *Bovidae* está formada por dos medias lunas, mientras en los premolares parece formada por una cresta que forma una sola media luna. En unos y otros esta parte se compone de los mismos elementos primitivos, pero en los premolares la cresta que divide las dos medias lunas es rudimentaria y en dientes en función falta por completo.

En un segundo premolar de la ternera, en uno de los primeros estadios de desarrollo (fig. 6 lám. X), se ve un principio de la transformación de la cresta convergente en dos medias lunas. En el lado interno de la cresta convergente se nota el principio de la formación de la cresta media, y en el lado lingual un ligero surco perpendicular que divide las dos medias lunas. Además se ve un pequeño tubérculo lingual que corresponde al entocono y que en los molares forma un pilar en el surco medio.

La parte anterior de la cresta convergente corresponde al deuterio y la posterior al tetartolofa.

También en los premolares en función se nota bien la división de la cresta convergente en dos secciones, sólo que las crestas medias no se han desarrollado. En el lado lingual se nota un ligero surco perpendicular (véase fig. 5).

En el cuarto premolar de esta figura existe en la parte lingual del deuterolofa una cresta perpendicular que representa el entostilo, la que está separada de otra cresta por un surco. La segunda cresta se une con el tetartolofa, formando una fosita en la corona. Este elemento corresponde al hipolofa. También en el premolar, figura 7, se ven las mismas dos crestas en la parte lingual; la que representa el entostilo e hipolofa se refunde en los premolares y molares por completo con el tetartolofa, resultando entonces que la media luna posterior de los molares está formada por el tetarto y el hipolofa. En el molar de la figura 8 se observa la fusión de estos dos elementos.

En cambio, el entocono se ha conservado en los bovinos en forma de un pilar medio interno, pero no se ha conservado, o no se ha desarrollado en los camélidos, mientras en los premolares y molares de los cérvi-

dos forma un pequeño tubérculo o cingulo rudimentario. En los ciervos la forma de las dos medias lunas primitivas se muestra en los premolares más clara que en los camélidos y bovinos.

La figura 9, lámina X, presenta tres premolares y tres molares de *Hemiauchenia paradoxa*. Se trata de un caso de evolución interesante, pues es el único género de los *Auchenidae* provisto de tres premolares y resulta que la parte interna se compone del deuterio, tetarto e hipolofio. En el segundo premolar tiene la forma de media luna con su fosa media. El tetartolofio forma una ancha cresta transversal, separada del hipolofio por una fosa posterior. En el tercer premolar el tetarto e hipolofio están refundidos, formando una sola ancha cresta transversal. En el cuarto premolar el deuterolofio está separado del tetartolofio por un ligero surco en la cara lingual y por una arista en el lado interno que sobresale a la fosa central. El hipolofio está separado por la fosa posterior de la cresta transversal formada por el tetartolofio.

Aquí tenemos un caso de reducción de elementos primarios y complicación en los molares. En los premolares, que parecen formados de una sola media luna, encontramos, las tres crestas transversales: el deuterio, tetarto e hipolofio; en los molares, que forman dos medias lunas, este último ha desaparecido, es decir, está refundido con la cresta que forma la media luna posterior y se ha formado una cresta media, que divide las dos medias lunas con sus dos fosas centrales.

Por los casos mencionados, no se puede poner en duda que la parte interna de la dentadura superior de los ungulados se ha formado de la cresta convergente, y de los cingulos basales que se han desarrollado secundariamente. No se observa absolutamente nada que permita suponer que todos estos dientes se diferenciaron de un tipo provisto de seis conos, formados por la fusión de dientes simples. También en los incisivos se formaron tubérculos y hasta crestas, pero estos elementos quedaron rudimentarios, debido a las funciones especiales, diferentes de las de los premolares y molares. Los premolares anteriores han conservado la forma primitiva en mayor grado que los posteriores y que los molares.

La teoría tritubercular admite una molarización, es decir, complicaciones graduales, pero no ha demostrado objetivamente la formación de cónulos centrales de la forma primitiva, que tomó como plan fundamental para la transformación secundaria de los molares de todos los ungulados. Si esta hipótesis fuera exacta, habría que admitir, como en la teoría de la concrecencia, que los premolares, caninos e incisivos se han diferenciado de un mismo plan fundamental como los molares, por encontrar en ellos los mismos elementos. La diferencia es sólo gradual. He demostrado que la forma más primitiva, de la que ha evolucionado la dentadura de los ungulados, no puede ser un diente tritubercular con dos conos externos y uno interno, sino triconodonte, con tres conos

externos en una línea y una cresta convergente o cingulo en la cara interna; y que no puede haberse producido un cambio de posición del cono principal de la parte externa a la interna en los molares, mientras en los premolares éste habría conservado la posición primitiva. Se ve bien claro que la modificación ha sido la misma en unos y otros.

En todos los casos mencionados puede observarse cómo la cresta convergente de los incisivos se complica gradualmente, formándose conos y crestas transversales y medias lunas. En éstas se formaron los *crochets* y cónulos centrales, los que, por lo tanto, no son elementos primarios. Los molares de ungulados de seis conos, que se encuentran en el terciario basal, pertenecen a géneros con dentadura reducida y especializada, y no pueden ser los prototipos de los que se diferenciaron los molares de todos los ungulados.

La formación de las componentes de la parte interna en la dentadura de los *Notoungulata* del cretáceo superior de la Patagonia ha sido análoga, pero más uniforme, que en los ungulados. En cambio, la modificación secundaria en los géneros del terciario es muy variable y complicada, diferente de la de todos los ungulados conocidos.

Primero me ocuparé sólo de los géneros del cretáceo, que forman la base para la diferenciación secundaria, de la que trataré al analizar los elementos centrales de la corona.

Comenzaré la descripción con *Distylophorus*. Al hallar el ejemplar, los dos maxilares estaban aún articulando, pero en tan mal estado de conservación, que solamente me fué posible salvar los dientes. Hay, por lo tanto, seguridad de que todos ellos son de un mismo individuo. Constituye ésta la dentadura superior más completa que poseo de un notoungulado del cretáceo superior de la Patagonia con corona poco gastada que permite estudiar su construcción.

La figura 1, lámina XIII, presenta el tercer incisivo, el canino, los cuatro premolares y dos molares de este género vistos por el lado interno.

En el incisivo y el canino se observan en el medio de la parte interna de la cresta convergente dos tubérculos rudimentarios. La parte interna de los premolares se compone de un pilar que termina en la parte superior de la corona con una punta sobresaliente.

De la punta se extiende una cresta transversal anterior hasta el parastilo y otra posterior que se une con el metastilo, formando una fosa central. Tanto en el lado anterior externo, como posterior, la arista angular formada por el parastilo y tritostilo, respectivamente, sobresale del ectolofa. En el lado posterior del pilar interno se nota un ligero surco perpendicular y en la base de la corona hay rudimentos de cingulos, los que, en el cuarto premolar, están mejor desarrollados. En los molares la parte interna está formada por dos pilares, que, si bien están juntos, tienen entre sí un surco perpendicular. En los molares no gas-

tados los pilares terminan en punta sobresaliente en la corona; el anterior está unido con el parastilo por una cresta transversal arqueada y el posterior por otra casi recta, formando también una fosa central. El pilar anterior con su cresta transversal representa el deuterolofio y el posterior con la suya el tetartolofio. En la parte lateral anterior hay un cíngulo, que termina en la cara lingual del pilar, y en la lateral posterior otro que se halla casi a la superficie de la corona, formando otra cresta transversal que representa el hipolofio.

En el segundo molar se nota en el surco perpendicular un rudimento del cíngulo. En el lado interno del ectolofio hay varias pequeñas crestas perpendiculares que sobresalen a la fosa central. Su número y forma varía mucho, y a primera vista parecen sin importancia. Sin embargo, de ellos se desarrollarán en las formas terciarias elementos característicos para los subórdenes, las familias y los géneros.

La figura 2 de la misma lámina representa tres premolares y los tres molares de *Periphragnis Harmeri*. En su construcción general la parte interna no se diferencia de la del género anterior; en la parte interna se nota la formación de dos pilares unidos.

El anterior está unido con el parastilo por una cresta transversal, interrumpida por ranuras. En el lado lingual existe una arista perpendicular oblicua, separada del pilar posterior por un surco muy plano.

El pilar posterior está unido con el tritostilo por una cresta transversal, formando las dos crestas una fosa central rellena, en parte, por las crestitas perpendiculares del ectolofio. En los molares el deuterio y tetartolofio están separados por un surco que no llega en el primero y segundo molar hasta la base de la corona, lo que, en cambio, es el caso en el tercer molar. Toda la parte interna, en los premolares y molares está provista de un cíngulo muy desarrollado, que se extiende en la base de la corona a una misma altura sin formar un hipolofio.

El molar de *Calodontotherium* (fig. 3, lám. XIII) difiere de los de los géneros anteriores solamente en pequeños detalles. El deuterio y tetartolofio no están separados del todo. En la parte superior de la corona hay una escotadura y en el lado lingual un ligero surco perpendicular. El cíngulo basal es menos desarrollado, formando en el lado interno solamente pequeños tubérculos, mientras en el lado posterior tiene la tendencia de transformarse en un hipolofio. Una de las crestitas perpendiculares del lado interno del ectolofio se ha desarrollado en forma de *crochet*. En el medio del lado interno del tetartolofio existe otro *crochet*.

El molar de *Asmodeus* (?), figura 4, lám. XIII, presenta un carácter más evolucionado que los anteriores. En este molar el deuterio y el tetartolofio están separados por completo; la fosa central se ha transformado en un surco medio, el cíngulo lateral posterior forma una tercer

cresta transversal, separada del tetartolofó por un surco transversal que representa el hipolofó, y el cíngulo basal en el lado interno y anterior es muy rudimentario.

El molar del género *Lafkenia* (fig. 5, lám. XIII) se diferencia de los anteriores en su forma, pero no en la construcción general. El deutero y el tetartolofó están unidos y forman una fosa central; en la parte lingual hay un surco perpendicular; el tetartolofó está dividido por una ranura y presenta el aspecto de dos pilares. En el lado interno del ectolofó hay un *crochet* bien formado; los cíngulos basales han desaparecido casi por completo.

La figura 6 presenta un molar de un género de notoungulado aun no descrito. El deutero y tetartolofó están unidos y apenas se nota un surco perpendicular en el lado lingual. El lado interno conserva la forma de la cresta convergente con una gran fosa central poco profunda. Ni en el lado interno del ectolofó, ni en las otras crestas se han formado crestitas perpendiculares y el cíngulo basal es muy poco desarrollado.

La figura 7 presenta el primero y segundo molar del género *Degonia*; en el primero el deutero y tetartolofó están unidos sin surco perpendicular en el lado lingual; en el segundo están separados por una escotadura en la corona, pero sin surco perpendicular. La fosa central tiene la forma de surco y se notan varias pequeñas fosas en la superficie de la corona, provenientes de la fusión de las crestitas perpendiculares y *crochets*. En la parte posterior hay una tercer cresta transversal correspondiente al hipolofó, separada del tetartolofó por un surco transversal. El cíngulo basal ha desaparecido por completo.

La figura 8 representa dos premolares y los tres molares de *Adpithicus*, que muestran un carácter más evolucionado que todos los anteriores. Las crestas transversales, como las pequeñas crestitas y *crochets*, están refundidas, y de la fosa central han quedado solamente islotes de esmalte, que desaparecen en los géneros terciarios, como por ejemplo, en *Hegetotherium* y *Pachyrucus*. En la base de la corona se notan apenas vestigios de cíngulos.

En el molar de *Guilielmoscottia* (fig. 9, lám. XIII) el deutero y tetartolofó están separados completamente por el surco medio, además hay dos islotes de esmalte en la corona, provenientes de la fusión de las crestitas perpendiculares de la parte interna del ectolofó. El cíngulo basal es muy rudimentario.

La figura 10 presenta dos molares de leche y dos permanentes, que probablemente pertenecen a una especie del género *Henricosbornia*, establecido por Ameghino.

En los molares de leche el deutero y el tetartolofó están separados por el surco medio, y se nota también, como en el molar del género anterior, dos islotes de esmalte en la superficie de la corona. En la parte

interna de los molares se distinguen cuatro crestas transversales; la anterior, que se forma del cíngulo, se une con el parastilo y es tan alta como el deuterolofó, que está separado del tetartolofó por el surco central. La cresta transversal posterior, correspondiente al hipolofó, es algo más baja. En el primer molar se nota además un islote de esmalte que indica la fusión de un *erocbet* del ectolofó con el tetartolofó. Son éstos los molares de construcción más complicada que conozco de los notoungulados del cretáceo superior.

Todos los dientes de la lámina XIII los he encontrado en un mismo yacimiento del cretáceo superior de la Patagonia.

Una forma muy singular es la del molar de *Heterolophodon* (fig. 12, lám. V). El deuterolofó es muy ancho y presenta más la forma de un gran pilar triangular que de una cresta transversal. El tetartolofó (?), en cambio, es reducido.

La fosa central se transforma en surco que atraviesa casi toda la corona. Los cíngulos son reducidos y presentan en su forma general alguna semejanza con el molar de *Megalophodon*. Se trata, sin embargo, de un género de notoungulados.

La figura 13, lámina V, presenta el paladar del género *Pehuenia*. La construcción de la parte interna del segundo y tercer premolar difiere de la forma general de los notoungulados, por estar atravesado el deuterolofó por un surco. En el cuarto premolar y en los molares no hay separación entre deuteró y tetartolofó. Hay algunos casos raros, en que el deuterolofó es más rudimentario que el tetartolofó.

Los mencionados géneros presentan las formas de premolares y molares de los *Notoungulata* del cretáceo superior; en ninguno de ellos se han llegado a formar tubérculos aislados o dos medias lunas. El proceso de transformación es algo parecido al de los *Astrapotheria*; la diferencia consiste en que en los últimos las crestas transversales se transforman gradualmente de un cono medio interno, mientras en los notoungulados se han formado directamente de la cresta convergente.

Si resultara que los *Hyracoidea* formaran realmente parte de los notoungulados ¹, ellos serían los únicos de este gran orden, en que se observan premolares y molares compuestos, con dos medias lunas en la parte interna. En todo caso la morfología de la dentadura superior de los *Hyracoidea* demuestra que la separación de los verdaderos notoungulados tiene que haberse producido en el cretáceo, antes de la aparición del *Notohyrax*, que es indudablemente un notoungulado. También la separación de los *Primates* y *Notoungulata* tiene que haberse producido antes de la aparición de la familia *Nothopithecidae*. Los géneros *Nothopithecus*, *Adpithecus*, *Transpithecus*, *Infrafithecus*, etc., no son *Primates*, como lo

¹ Schlosser coloca este suborden entre los *Subungulata*.

indican sus nombres, como tampoco ninguno de los otros géneros de la fauna *Notostylops* de Ameghino que figura en el suborden *Prosimiae* puede ser un precursor de los monos.

El material de *Primates* fósiles, principalmente el de las capas del terciario inferior, es más escaso que el de los ungulados y notoungulados; sin embargo, el proceso de diferenciación de la dentadura superior demuestra, que la separación de la raíz que tienen en común con los notoungulados se ha producido en tiempos más recientes que la separación de los verdaderos ungulados. La diferenciación que se puede observar en el desarrollo ontogenético enseña, que la transformación de los elementos internos en los premolares y molares de los *Primates* se verificó de un plan fundamental parecido al de los notoungulados. No cabe la menor duda, que la forma bunodonte en los monos y el hombre no es un carácter primario, sino, como en los *Suidae*, el resultado final de la transformación de crestas, sólo que el proceso ha sido diferente. La figura 1, lámina XI, presenta el maxilar superior de un individuo de *Lemur catta* con tres molares de leche y dos permanentes. Esta dentadura presenta un carácter del todo lofodonte y no bunodonte. El ectolofa en el cuarto molar de leche y en los molares permanentes está formado por cuatro pilares, separados por surcos perpendiculares. El para y tritostilo son reducidos y forman crestas angulares, como en los molares de los notoungulados primitivos; el proto y metastilo se elevan en forma de punta sobre la corona. En el segundo y tercer molar de leche, el para y metastilo son reducidos, y el protostilo se eleva en forma de punta. En estos dos dientes la cresta convergente del lado interno es también reducida y tiene el aspecto de cingulo. En el cuarto molar de leche y en los molares permanentes la cresta convergente forma un semicírculo, con una gran fosa central; en el lado anterior se une con el parastilo y en el posterior con el metastilo. En el lado interno forma un ligero pilar, pero no se nota ningún indicio de separación en secciones. En la base de la corona hay dos tubérculos, restos de un cingulo; el anterior está más desarrollado que el posterior, que representa el hipolofa rudimentario.

También la dentadura de *Alouata caraya*, figura 5, lámina XI, presenta forma lofodonte y no bunodonte. La parte interna de los tres premolares está formada por la cresta convergente, un poco abultada en la cara lingual, pero sin indicio de división en secciones, mientras en los molares está dividida por un surco perpendicular. La parte interna presenta más el carácter de dos pilares unidos que de conos; el anterior está unido por una angosta cresta transversal con el parastilo y el posterior con el metastilo, los que representan el deuteroy el tetartolofa respectivamente. El cingulo basal falta; solamente en el último molar se notan vestigios que representan un hipolofa muy rudimentario.

El maxilar superior de *Cebus capucinus*, figura 7, lámina XI, lleva

tres molares de leche y uno permanente. En el segundo y tercer molar de leche se nota en la parte lingual de la cresta convergente un ligero surco perpendicular que la divide en dos secciones, formando dos pilares. El anterior está unido por una cresta transversal con el parastilo y el posterior con el metastilo, formando una fosa central, como es el caso en los premolares de los notoungulados del cretáceo superior. El pilar anterior con su cresta representa el deuterolofos y el posterior el tetartolofos, y como el ectolofos forma una cresta longitudinal con sus pilares, se podría confundir con molares de notoungulados si se les encontrara en capas del cretáceo. En el cuarto molar de leche el tetartolofos es reducido y no llega a la parte lingual, debido a que en el cingulo posterior se ha formado un tubérculo que corresponde al hipolofos. En el molar este tubérculo está unido al tetartolofos, de manera que este diente parece formado de tres crestas transversales separadas por surcos como en los molares de *Henricosbornia*. En estadios frescos los molares de *Cebus* presentan en la parte interna carácter lofodonte y no bunodonte.

La figura 6, lámina XI, presenta la dentadura permanente de la misma especie. En los incisivos los tres pilares que forman la parte externa están bien conservados, y en la cresta convergente de la parte interna se nota uno o dos tubérculos. En el canino la cresta convergente presenta el aspecto de cingulo. Los tres premolares tienen la forma de un diente bicúspide, que Osborn (*loc. cit.*) ha tomado por forma primitiva. Examinando, empero, con atención su construcción, se ve que el cono externo está formado como en los molares de leche de los tres pilares, con la sola diferencia de haberse refundido en un solo cono. La formación del cono interno es debida a la reducción de las dos crestas transversales; la fosa central se ha transformado en un surco longitudinal que separa el cono externo del interno; sin embargo, aun es posible reconocer rudimentos de las crestas transversales, y en el cuarto premolar se nota todavía la separación del deuterofos y del tetartolofos.

En el primer molar se distingue los dos lofos, si bien el tetartolofos está representado sólo por un pequeño tubérculo aislado por surcos, mientras el hipolofos es muy desarrollado. En el segundo molar el tubérculo del hipolofos está unido con el tetartolofos y la parte interna parece formada por tres crestas transversales.

Los premolares y molares de *Erythrocebus patas* (fig. 3, lám. XI) conservan bien el carácter lofodonte primitivo. En el ectolofos de los premolares y molares pueden distinguirse los cuatro pilares, si bien el parafos y el tritostilo son reducidos, y el protofos y metastilo presentan en la parte superior de la corona la forma de conos. Los dientes, en los dos lados del maxilar, presentan algunas diferencias individuales; los elementos del lado derecho son mejor definidos que los del lado izquierdo, que están algo deformados. El tercer premolar presenta la construcción de un in-

cisivo primitivo, el protostilo se eleva en forma de punta, siendo el para y el metastilo más reducidos. La parte interna está formada por la cresta convergente con una fosa central, y apenas se nota un pequeño tubérculo medio. En el cuarto premolar la cresta convergente está dividida en dos secciones, formando en el lado lingual dos ligeros pilares o conos, que en el diente de la izquierda están separados por una ranura en la corona. En la sección anterior, correspondiente al deuterolofa, se nota una ligera cresta transversal que forma una pequeña fosa anterior. El tetartolofa forma una cresta posterior, que, uniéndose al metastilo, constituye una gran fosa central. La parte interna de los molares se compone de dos pilares cónicos, ligados entre sí con un ancho surco perpendicular en la cara lingual. En la punta cónica del pilar anterior hay una cresta que se une con el parastilo, y otra transversal que hace lo mismo con el protostilo, formando una pequeña fosa anterior como en el premolar. En el pilar posterior hay también una cresta transversal que se une con el metastilo, formando con la cresta transversal del primer pilar una gran fosa media. El primer pilar con sus dos crestas representa el deuterolofa y el posterior el tetartolofa. El cíngulo lateral posterior se une con este pilar formando una fosa posterior y representa el hipolofa. En el tercer molar del lado izquierdo, el cíngulo es muy desarrollado y dividido por ranuras, formando tres conos accesorios en el lado lingual y posterior; en el segundo molar el cíngulo se extiende sobre toda la parte interna, formando pequeñas fositas.

La figura 4 de la misma lámina representa un maxilar superior del chimpancé con la dentadura de leche y un molar permanente. La parte interna de los incisivos está formada por la cresta convergente con un gran tubérculo medio. En la cresta convergente del tercer molar de leche no hay tubérculo, y apenas se nota una ligera separación. Es cierto que el diente está gastado, y que de la fosa central sólo han quedado indicios. La parte interna del cuarto molar de leche está formada por dos tubérculos separados por un surco medio; el tubérculo anterior está ligado por una cresta con el parastilo y el posterior se junta con el cíngulo lateral posterior. Además, el lado anterior y lingual está provisto de cíngulo. El primer molar permanente presenta la misma construcción del cuarto molar de leche, solamente los tubérculos presentan mejor la forma de cono, y el cíngulo basal es más rudimentario, faltando casi por completo en el lado lingual. Este molar presenta más el carácter bunodonte que los de todos los géneros anteriores; sin embargo, los conos internos están ligados con los externos por crestas transversales.

La figura 2, lámina XI, representa la dentadura permanente del orangután, con las coronas algo gastadas. En la cresta convergente del incisivo medio hay dos tubérculos. Los dos premolares difieren en su construcción poco de los incisivos; se notan también dos tubérculos in-

ternos unidos por crestas con el ectolofa, correspondiendo el posterior al tetartolofa y siendo éste más desarrollado que el correspondiente al deuterolofa. Los molares, en su construcción general, no difieren de los premolares, sólo que las crestas transversales y los conos están deformados por ranuras, fositas y rugosidades. La parte interna presenta en este estado más bien carácter lofodonte que bunodonte.

Los casos mencionados bastarán para convencerse que los pilares y conos del lado interno se han formado en los primates, como en los ungulados y notoungulados sobre la cresta convergente, y que la bunodontía en los monos no es primaria, sino una modificación de crestas transversales.

Los premolares y molares permanentes del hombre normal en su estado actual presentan el carácter de dentadura bunodonte. No hay al respecto discusión, pero el error consiste en suponer, que ello sea un estado primitivo. Los premolares se componen de dos tubérculos, uno externo y otro interno, y los molares de cuatro, dos externos y dos internos. Hemos visto que Osborn considera la bicuspidez de los premolares como estadio primitivo, que se ha conservado en el hombre y algunos *Primates*. Basándose en esta suposición, no faltan autores que sostienen que los molares se han formado por la fusión de dos premolares. Una como otra hipótesis es errónea. Una dentadura normal, es decir, premolares compuestos por sólo dos conos y molares con cuatro conos, creo que no se encuentra en el género *Homo*.

He revisado 1610 cráneos de la colección antropológica del Museo, en su mayor parte procedentes de antiguas sepulturas de indios. Había entre ellos sólo 358 con dientes en estado de ser examinados, y no he hallado entre éstos ni uno solo que no presentara particularidades. Una construcción tan variable como la presenta la dentadura del hombre, no la he visto ni en los notoungulados del cretáceo superior, que también muestran gran variabilidad individual. Este solo hecho bastaría para demostrar que se trata de una dentadura en estado de evolución.

Examinando los distintos estadios del desarrollo embrionario del molar humano, se ve bien claro que es de origen lofodonte, y que recién cuando está en función adquiere carácter bunodonte. Comparando, por ejemplo, las figuras 4 a 6, lámina XII, que representan tres estadios embrionarios de molares humanos, con el molar de *Trigonostylops*, figura 9, se ve que están contruidos sobre una misma base lofodonte y no bunodonte. Por lo menos, el hipolofa, que en el hombre forma el cono posterior interno, se ha transformado del cíngulo y no de un cono primario.

La bicuspidez del premolar humano es, como la de el de los monos, el resultado de la fusión y transformación de los elementos primarios. Comparando el incisivo, figura 1, con el canino, figura 2, y con el premo-

lar figura 3, lámina XII, no puede negarse, que las tres clases de dientes se componen de los mismos elementos primarios. En la cara externa del incisivo, los tres pilares que se transformaron del para, proto y metacono, respectivamente, están separados por surcos perpendiculares. Los mismos surcos se ven también en la cara externa del canino y premolar (véase también fig. 12). La parte interna está formada en los tres dientes por la cresta convergente, con un tubérculo medio rudimentario.

Esta construcción de la parte interna puede observarse bien claro en las figuras 1 a 3, que son fotografías sin retoque y no esquemas que no siempre suelen representar la realidad.

No hay la menor duda, que los premolares del hombre, una vez en función, presentan un estadio de reducción; lo que queda demostrado por el hecho de ser los respectivos molares de leche que preceden a los premolares en el desarrollo ontogenético, de una construcción más complicada.

La figura 10, lámina XII, presenta un maxilar con el tercero y cuarto molar de leche y dos permanentes de un hombre europeo. En ambos molares de leche, del lado derecho, la cresta convergente que forma una gran fosa central, está dividida en dos secciones por un surco. En el lado lingual la cresta está engrosada en forma de dos pilares, como en los notoungulados primitivos. El pilar anterior se une por una cresta transversal con el parastilo y el segundo por otra cresta con el metastilo. También el cíngulo lateral posterior está engrosado por el lado lingual en forma de pilar. Resulta que la parte interna de los molares de leche está formada por tres pilares, o, si se quiere, conos, unidos por crestas transversales con el ectolofa. He observado la construcción lofodonte de los molares de leche también en la dentadura de los indios, si bien, a veces, no está tan claramente definida como en el maxilar mencionado. Pero tampoco en el tercer molar de leche de la izquierda de éste, la separación entre deuterio y tetartolofa es neta y parecen formar un solo cono. Los molares permanentes de este maxilar difieren de los molares de leche, por haberse formado surcos en las crestas transversales. En el primer molar permanente el deuterio, tetarto e hipolofa conservan todavía el aspecto de crestas transversales y se nota en ellos sólo ligeras ranuras. En el segundo molar las crestas se transformaron en surcos y el deuterio y tetartolofa tienen la forma de dos conos internos. También en el hipolofa se nota un ligero surco. Debido a la formación de surcos en el medio de la corona, el segundo molar se compone de seis conos: tres externos y tres internos. El anterior externo es homólogo al proto, el del medio al meta y el posterior, más rudimentario, al tritostilo. Los tres conos internos son casi de un mismo tamaño; el anterior es homólogo al deuterio, el medio al tetarto y el posterior al hipostilo.

Lo que se ha reducido por completo es el parastilo. En el caso presente no se trata de la formación de nuevos elementos, sino sólo de la transformación de elementos primarios. El tipo de molar de cuatro conos, de ninguna manera presenta la forma primitiva del molar del hombre. Si la parte externa está formada de dos conos, como lo presenta el primer molar de la figura 11, es porque han desaparecido el para y tritostilo. De este último aún se nota un rudimento, que seguramente no es un elemento en formación, sino en reducción. La formación de los dos conos internos es debida a la fusión del deuterio y tetartolofo y a la transformación del hipolofo. En el segundo y tercer molar hay un solo cono interno, que debe su origen a la fusión del deuterio, tetarto e hipo lofo. En el presente caso se trata, con toda evidencia, de un proceso de modificación regresiva.

Así como se puede constatar la reducción de elementos primarios, se observan también casos en que la formación de surcos en las crestas ha dado origen a tubérculos secundarios.

La figura 14, lámina XII, representa la dentadura de un indio patagón. En el primer molar la corona está gastada por la masticación, pero en el segundo está intacta.

En la cresta transversal anterior correspondiente al deuterolofo se notan tres tubérculos separados por surcos; el tubérculo anterior externo, el más rudimentario, es homólogo al parastilo; el del medio representa un cónulo en sentido de Osborn; el interno es homólogo al deuterolofo.

La cresta transversal media se compone de cuatro tubérculos; el mayor, interno, es homólogo al tetartolofo, los dos del medio representan cónulos y el externo es homólogo al metastilo. En la cresta transversal posterior correspondiente al hipolofo hay también tres tubérculos separados por surcos; el posterior externo es homólogo al tritostilo, el del medio es un cónulo y el interno posterior representa el hipocono. Resulta que este molar se compone de once tubérculos: cuatro externos, de los cuales dos son rudimentarios, pero que todos representan elementos primarios; cuatro centrales secundarios, y tres internos. En el tercer molar falta la cresta media correspondiente al tetartolofo; la posterior forma dos tubérculos; el posterior externo representa el tritostilo, el posterior interno el hipocono. La cresta anterior es algo deformada y se notan también algunos tuberculos mal definidos. Con frecuencia las crestas y conos están deformados por ranuras, fositas y rugosidades, como los presentan los dientes del maxilar, figura 15 y 16. Es raro encontrar una dentadura en que los conos son completamente lisos y en que los surcos y crestas no estén deformados. Se ha querido atribuir a las rugosidades, ligeras crestas, ranuras y fositas un carácter de raza, pero no hay duda que éstos varían individualmente en todas las razas.

Branco ¹ ha hecho comparaciones con las rugosidades que se observan en los molares de algunos monos.

Para mí no hay duda que se trata de un fenómeno que presentan todas las dentaduras de forma bunodonte, y que no tiene valor filogenético. Además de los tubérculos accesorios que se formaron debido a la división de las crestas y reducción de los pilares, se observan otros periféricos que se formaron en los cíngulos, o, mejor dicho, que representan rudimentos del cíngulo que ha desaparecido en la dentadura del hombre. En el primer molar del maxilar de la figura 13 hay en el lado anterior vestigios del cíngulo, como se observan en el primer molar del chimpancé, figura 4, lámina X. En el segundo molar, figura 15, lámina XII, el cíngulo posterior interno correspondiente al hipolofa está dividido en tres tubérculos. Con más frecuencia se observa el llamado «tubérculo de Carabelli», que generalmente se halla en la parte lingual del primer cono, o, mejor dicho, en el surco perpendicular que divide el deuterio y tetartolofa, como en el cuarto molar de leche y primer molar permanente del maxilar, figura 10, lámina XI. A veces está indicado solamente por una fosita.

Los tubérculos accesorios han dado lugar a largas discusiones; de ellos me ocuparé más detenidamente al tratar de la formación de los elementos centrales y periféricos de la corona.

De Terra ², que se ha ocupado intensamente del número de tubérculos que hay en los molares de diferentes razas, dice, que se puede estar en dudas referentes al número de tubérculos que hay en la corona de un molar, especialmente en los casos en que hay una reducción o un aumento de tubérculos. No dice cuál es el número normal de conos en el molar del hombre. En sus cuadros referentes al número de conos en las diferentes razas predominan los molares superiores provistos de cuatro conos. Como tipo normal de molar en función en *homo sapiens*, puede considerarse el provisto de cuatro tubérculos bien desarrollados, y como tipo normal de premolar el de dos tubérculos bien desarrollados.

Las reducciones de tubérculos se observan con mayor frecuencia en el último molar; en el lado externo frecuentemente está suprimido el tubérculo homólogo al metastilo y reducido el tritostilo. En el lado interno el deuterio, tetarto e hipolofa están refundidos en un único gran cono, como sucede en el último molar de la figura 11, lámina XII. La fórmula de cuatro tubérculos en los tres molares superiores predomina en las razas malaya, australiana y negra, y la reducción a tres conos en el segundo y tercer molar se observa con más frecuencia en el europeo. En los crá-

¹ *Die menschenähnlichen Zähne aus dem Bohnerz der Schwäbischen Alb, 1898.*

² *Beiträge zu einer Odontographie der Menschenrassen. Inaugural Dissert. Philosoph. Facultät II Section, Univer. Zürich, página 139. 1905.*

neos de las sepulturas de los indios antiguos examinados por mí. he hallado una reducción de conos en el segundo y tercer molar con tanta frecuencia como en los cráneos de los europeos que posee el Museo. Una fusión tan completa del deuterio, tetarto e hipolofa como lo presenta el segundo y tercer molar del indio patagón, figura 14, no la he encontrado en ningún europeo.

Cope ¹ supone que todas las razas humanas estaban originariamente provistas de molares compuestos por cuatro conos y que la reducción del número de conos significa un retroceder a la forma tritubercular que se observa en algunos *Prosimios* del eoceno. Según esta interpretación, ha habido primero un proceso de evolución progresiva en que el molar de tres conos se transformó en uno de cuatro y, por lo tanto, la dentadura del hombre actual representa un estadio de diferenciación progresiva. En realidad no hay tal evolución progresiva; el tipo de molar con cuatro conos presenta un estadio de reducción, lo que está bien demostrado, pues el para y tritostilo se observa en el ectolofa de muchos molares. Los tres conos, con sus crestas transversales en la parte interna de los molares de leche y permanentes en el maxilar, figura 10, lámina XII, no significan un aumento de elementos, sino la conservación de componentes primarias.

Los *Prosimios* del eoceno, con molares de forma tritubercular, como, por ejemplo, el *Anaptomorphus homunculos*, en que los premolares están provistos de dos y los molares de tres conos, de manera alguna representan formas primarias, sino más evolucionadas que las del hombre y la mayoría de los monos. *Primates* en que ha desaparecido por completo el para y tritostilo, y en los que el deuterio y tetartolofa se han transformado en un solo cono interno, no pueden ser precursores del hombre ni de los monos antropomorfos. Elementos primarios que desaparecen no vuelven a aparecer; pueden desarrollarse secundariamente elementos análogos a los primarios, pero en este caso se trata de elementos nuevos y no homólogos.

El análisis de la morfología de la dentadura del hombre demuestra, que ella no puede haber evolucionado de ningún *Primate* conocido, porque conserva elementos que en los últimos han desaparecido o se han transformado de distinta manera. En cambio, puede derivarse sin ninguna dificultad de la dentadura de los notoungulados del cretáceo superior, pero no de los del terciario. Estos han evolucionado secundariamente en forma diferente de la de los monos antropomorfos y del hombre, como también de los verdaderos ungulados.

La dentadura de los géneros conocidos de la familia *Simiidae* y la del hombre se han modificado en forma convergente, pero no se han forma-

¹ *American Naturalist*, tomo 20, 1886.

do la una de la otra. Esto lo demuestra no sólo la construcción de los incisivos y caninos que en el hombre es mucho menos evolucionada que en todos los monos, sino también la de los molares de leche y permanentes.

A juzgar por el material de la dentadura superior, actualmente conocido de los *Primates*, incluso el hombre, parece que los *Prosimios*, *Cebidos*, *Simiidos* y *Homo* han evolucionado independientemente los unos de los otros, directamente de formas primitivas de notoungulados. La separación de estos cuatro grupos de los notoungulados tiene que haberse producido en tiempos cretáceos; si resultara, sin embargo, el *Homunculus patagonicus* un cébido, este solo grupo podría haberse separado recién en el terciario inferior. Los restos que se poseen actualmente de este género no permiten hacer afirmaciones concluyentes.

Todo demuestra que la separación de los *Primates* de la raíz común se ha producido después de la de los ungulados. Las afinidades de estos últimos con los notoungulados se muestran únicamente en los incisivos, mientras los molares de leche y los permanentes no reducidos del hombre conservan la construcción de los de notoungulados primitivos. Sólo el hipolofa en el molar del hombre está mejor desarrollado que en la mayor parte de los notoungulados del cretáceo superior. Géneros con molares en que han desaparecido por completo el para y tritostilo en el ectolofa y el hipolofa en la parte interna, no pueden ser precursores del hombre.

Por lo expuesto, queda establecido que la bicuspidéz de los premolares del hombre no es un carácter primitivo, sino el resultado de reducción de elementos primitivos, y que los cuatro conos en los molares representan también una evolución regresiva.

C. — LA FORMACIÓN DE LAS COMPONENTES PERIFÉRICAS Y CENTRALES EN LA CORONA Y SUS MODIFICACIONES SECUNDARIAS

Si se considera la transformación en pilares de los tres primeros conos que forman la parte externa de la corona, como estadio primario de diferenciación, y la de la cresta convergente en elementos constituyentes de la parte interna como estadio secundario, la formación de cíngulos basales y los elementos que se desarrollan en ellos representaría el tercer estadio evolutivo. Esto no significa, que en los dientes de los primeros dos estadios falten los cíngulos, por el contrario, los premolares y molares de los géneros de notoungulados y ungulados del cretáceo superior de la Patagonia, están provistos de cíngulos, sino que significa sólo el orden en que se desarrollaron las componentes en los dientes complicados. Seguramente los molares de los precursores del hombre, por ejemplo,

estaban provistos de cíngulos antes de transformarse las crestas transversales en tubérculos. Tan luego como en la cresta convergente se formaron los tubérculos, pilares y crestas transversales o de forma de media luna, se desarrollaron en la base de ellos cíngulos, lo que puede verse en el desarrollo gradual de la parte interna en los premolares y molares del grupo de los *Astrapotheria* (lám. V). La cresta convergente en los dientes poco evolucionados presenta la forma de cíngulo y en ella se desarrollaron las constituyentes principales de la parte interna. Luego se formaron los verdaderos cíngulos basales, y en ellos aparecen los elementos accesorios. Los cíngulos se observan en los dientes que presentan la tendencia a complicarse, a fin de adaptarse mejor a sus funciones, y por esta razón los elementos que se desarrollan en ellos son muy variables y no tan constantes como las componentes principales.

Hay familias en las que elementos muy importantes se desarrollan de los cíngulos, mientras en otras familias del mismo suborden estos elementos faltan.

Ameghino se ha ocupado muy detenidamente de los cíngulos; pero como derivara los premolares y molares de todos los unglados de un diente con seis conos, ha tomado tubérculos desarrollados secundariamente de cíngulos por elementos primarios. Así, en el molar de *Trigonostylops*, el cíngulo en la parte posterior interna es algo inflado y Ameghino lo considera homólogo al *denticule, postérieur interne*, que según él es uno de los seis conos primarios. Dice: « Non seulement le bourrelet postérieur n'a pas donné origine au denticule postérieur, interne, pi, mais au contraire celui-ci a précédé l'apparition du bourrelet comme le prouvent les protongulés primitifs qui, tout en ne présentant pas de vestiges du dit bourrelet, ont pourtant le denticule pi bien développé. »

« Chez les Condylarthres les plus primitifs, *Euprotogonia puerceusis*, par exemple, il y a un bourrelet postérieur bien apparent, mais indépendant du tubercule pi, celui-ci étant parfait et plutôt gros que petit ¹. »

Esto no es exacto. Según la figura de Cope, reproducida por Ameghino, el tubérculo posterior interno en el primero y segundo molar forma parte del cíngulo basal, y falta en los premolares y en el último molar donde forma un verdadero *bourrelet*. Es cierto que hay casos, como por ejemplo en el molar, de *Hyracotherium*, que Ameghino considera de los más primitivos, en que hay un cíngulo cerca del tubérculo posterior interno (lipocono). En el molar de *Hyracotherium* podría estarse en dudas, si el tubérculo posterior interno es un elemento homólogo al tetartolofa, como la cresta posterior en el molar de la figura 8, o si es un

¹ *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, tomo IX, página 142, 1904.

tubérculo formado en el cíngulo, como lo afirma Osborn. En mi concepto éste tiene razón de homologuizarlo con el hipocono, que se forma de un cíngulo, y que luego se formó otro cíngulo en la parte externa del tubérculo.

Puede verse en un maxilar de *Didalodus multicuspis*, que en el tercero y cuarto premolar, el cíngulo lateral posterior es un poco abultado, que en los molares se transformó en un hipocono (lofo?), y que el último molar ha formado otro tubérculo medio.

También en el cíngulo lateral anterior se ha formado un tubérculo. En el segundo y tercer molar se ha formado además otro cíngulo muy rudimentario como en el molar de *Hyracotherium*. No hay duda, que el hipolofa en el molar de *Trigonostilops* y en muchos otros géneros, que Ameghino consideraba como elemento primario, se ha formado secundariamente en los cíngulos; de lo contrario todos los tubérculos que se observan en los cíngulos de los molares de los *Astrapotheria* (lám. V), representarían también rudimentos de elementos primarios.

La aclaración de la formación de los elementos periféricos y centrales en la corona es muy importante para establecer afinidades. Como estos elementos varían mucho y se han formado en una familia y en otra del mismo suborden no, la homologuización con elementos primarios tiene que conducir a deducciones filogenéticas erróneas. Por ejemplo, Osborn ha homologuizado el tubérculo anterior interno del molar de *Hyracotherium* con el medio interno de *Equus* (véase fig. 4, lám. IX y fig. 5, lám. VI). En realidad, este último es un elemento que se formó del cíngulo y, por consiguiente, no puede ser homólogo al anterior interno de *Hyracotherium*.

Esta interpretación errónea ha dado lugar a que se suponga que el *Hyracotherium* y *Anchitherium* sean precursores de *Equus*, mientras en realidad se trata de tres diferentes líneas de evolución que no se han desarrollado unas de otras.

La formación de los elementos periféricos puede estudiarse en el molar de *Polyacrodon lanciformis* (*Periacrodon* Amegh.). En la parte externa de la corona se notan en el cíngulo tres tubérculos, uno anterior ligado al cono anterior, uno en el medio de los dos conos, y uno en la parte posterior del segundo cono rudimentario. Estos elementos han sido interpretados de diferente manera, como ya he dicho al tratar de la diferenciación de los elementos externos. Osborn supone, que el primer pilar en el molar de *Rhinoceros*, que se transformó, como he demostrado, del paracono primario, es homólogo a la cresta angular anterior que existe en el primer pilar del molar de *Equus* y que se ha formado en el uno como en el otro del cíngulo (fig. 2, lám. VIII). Esta interpretación es seguramente errónea; si el primer pilar que Osborn señala en el molar de *Rhinoceros* con el nombre de parastilo se hubiera desarrollado del

cíngulo, el primer pilar en los incisivos tendría el mismo origen. Ameghino que suponía, que la parte externa del molar de *Rhinoceros*, como de todos los molares de ungulados y notoungulados, está formado sólo por dos conos primarios, dice que la arista angular anterior en el molar del rinoceronte se ha formado en el mismo cono anterior, y la llama *arête angulaire antérieure*, y opina que se ha formado otra anterior del cíngulo, a la que llama *arête et tubercule surangulaires antérieurs*. Dice (*loc. cit.*, págs. 97 y 98): « Il nous reste maintenant à examiner l'origine de l'arête externe la plus antérieure des molaires de *Rhinoceros* et d'*Astrapotherium*, signalée sur les figures avec les lettres *sa*, et qu'on a vue ne pas être l'homologue de l'arête angulaire antérieure, placée aussi sur l'angle antérieur externe des molaires de *Palaeotherium*, *Proterotherium*, etc.; laquelle est indiquée sur les figures avec les lettres *aa*. Dans son commencement cette crête se présente sous la forme d'un tout petit tubercule isolé qu'apparaît sur le bourrelet basal et elle se développe graduellement jusqu'à atteindre la hauteur de la couronne; après elle se fusionne complètement jusqu'au sommet avec le prisme dentaire, et entre à faire partie de la surface de trituration, en donnant origine à l'arête surangulaire *sa* des molaires de *Rhinoceros*. »

Ameghino tiene razón en cuanto a la arista anterior que en el molar de *Palaeotherium* se encuentra en el lado externo del primer pilar; ella no es homóloga al elemento que Osborn señala como parastilo en el molar de *Rhinoceros*. Él distingue dos aristas angulares anteriores, es decir, dos aristas perpendiculares; llama la anterior: *surangulaire* y la segunda: *angulaire antérieure*, pero ni la una ni la otra se han formado en un cíngulo. En realidad, el elemento en los molares de *Parastrapotherium* y *Oldfieldthomasia* (*loc. cit.*, figs. 71 y 72), que él llama *arête angulaire antérieure aa*, es homólogo al protocono y la otra, *arête surangulaire*, al paracono.

El tubérculo existente en la parte externa del primer cono en el molar de *Polyacrodon*, y que Ameghino señala con *aa* (*loc. cit.*, fig. 151), se ha formado seguramente del cíngulo, y de ningún modo es homólogo con la segunda arista perpendicular del molar de *Parastrapotherium*. En los molares de *Didalodus* conserva la forma de cíngulo. Se puede estar en duda, si el tubérculo anterior externo en el molar de *Hyracotherium* (fig. 4 ?) se ha formado en el cíngulo, o si representa el paracono rudimentario. En cuanto al tubérculo que hay en el medio de los dos conos en el molar de *Polyacrodon*, también Ameghino está de acuerdo en que se ha formado en el cíngulo, y, por lo tanto, corresponde al metastilo ? de la nomenclatura de Osborn. En el caso presente no dudo que el tubérculo mediano externo se ha formado secundariamente en el cíngulo, pero de ninguna manera es un elemento homólogo a la cresta perpendicular que hay en el medio de la cara externa en el molar de *Palaeotherium* o de

Diplobune. En los molares de estos dos géneros la arista perpendicular en el medio de los dos pilares se ha transformado, como lo he demostrado del pilar medio; es, pues, un elemento homólogo al protocono.

Por todas estas razones las aristas o tubérculos que se formaron en los cíngulos no se deben señalar con los mismos términos que los que se han transformado de elementos primarios, aunque presenten formas análogas.

En vez de « stilo », señalaremos los que se desarrollan en los cíngulos con el diminutivo de « stílulo », puesto que no forman pilares, sino aristas en la pared externa de la corona o simples pequeños tubérculos. Conservaré el mismo prefijo propuesto por Osborn. El primer tubérculo formado del cíngulo lo llamaré parastílulo, el del medio mesostílulo y el posterior metastílulo.

En molares como los de *Polyacrodon*, *Didalodus*, *Lonchoconus*, *Euneoconus*, etc., se conoce fácilmente los tubérculos o aristas que se formaron del cíngulo, pero que a veces se han refundido con las aristas que se formaron en los mismos pilares. Por ejemplo, se puede estar en duda si la arista media perpendicular en el medio de los dos pilares del molar de *Heteroglyphis Devoletzkyi* (fig. 7, lám. IX), es un elemento formado en el cíngulo o la transformación del protostilo. En cambio, para mí no hay duda que el primer tubérculo anterior externo en el molar de *Trigonostylops* (fig. 6, lám. IX), es un elemento homólogo al paracono y que no se ha formado, ni del cíngulo, ni en el primer pilar como suponía Ameghino.

EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS

ABREVIACIONES USADAS

pa = paracono; *pa*^d = parocónido; *pas* = parastilo.
pr = protocono; *pr*^d = protocónido; *prs* = protostilo.
me = metacono; *me*^d = metacónido; *mes* = metastilo.
de, *det* = deuterococono; *de*^d = deuterocónido.
den = deuterolofo.
en = entocono; *en*^d = entocónido; *ens* = entostilo.
hy = hipocono.
tal = talón.
te = tetartolofo.
tr, *trs* = tritostilo.

Las denominaciones puestas por el autor en algunas figuras no eran inteligibles, ni pudo identificarse con ayuda del texto los respectivos elementos con seguridad, prefiriéndose, por tanto, dejar sólo las líneas indicadoras.

En los dos esquemas, lámina I, figuras 6 y 7, existen algunas denominaciones que no se hallan explicadas en el texto y que el autor pensó usar probablemente en algún capítulo subsiguiente.

LÁMINA I

- 1, Género no determinado (*Dryolestes* ?), según Osborn ?, con las denominaciones de Roth.
- 2, *Synconodon*, según Osborn ?, con las denominaciones de Roth.
- 3, *Otoliemus* (Lemur galago), según Giebel, con las denominaciones de Roth.
- 4, *Lemur catta* (actual), maxilar superior con tres molares de leche y dos definitivos.
- 5, *Arctostylops*, según Matthew, con las denominaciones de Roth.
- 6, Cara lingual y labial de incisivo inferior primitivo de notoungulado, con denominaciones (esquema).
- 7, Corona de un cuarto premolar inferior primitivo de notoungulado, con denominaciones (esquema).

LÁMINA II

- 1, Incisivo inferior de *Distylophorus*, cretáceo superior de la Patagonia, cara lingual.
- 2, Molar inferior de *Macrauchenia*, formación pampeana, cara lingual.
- 3, Relación de dientes superiores e inferiores en dentadura haplodonte (delfín), según Osborn (1907, fig. 43, 2).
- 4, Molar del estadio protodonte (*Dromatherium*), con un cono principal y dos accesorios, según Osborn (1907, fig. 43, 3).
- 5, Molar del estadio triconodonte (*Microconodon*), con principio de desarrollo del talónido, según Osborn (1907, fig. 43, 4), con las denominaciones de Roth.
- 6, Tres estadios progresivos del molar triconodonte, con cíngulo interno, según Osborn (1907, fig. 43, 5), todos cara interna: *a*, *Amphilestes*; *b*, *Phascolotherium*; *c*, *Triconodon*. éste con las denominaciones de Roth.
- 7, Dentadura inferior y superior de *Triconodon*, según Zittel (*Grundzüge*, ed. I, fig. 1785 B).
- 8, Molar de género no determinado, parte externa formada por cresta longitudinal, interna por media luna, según Osborn.
- 9, *Ictops*, tres premolares y tres molares, según Osborn; denominaciones de Roth.
- 10, *Pediomys*, 2 molares, según Osborn.

LÁMINA III

Excepto el incisivo humano (fig. 7) todas las piezas provienen del cretáceo superior de la Patagonia.

- 1-3, Tres incisivos superiores de *Tribobodon Brancoi* Roth : *a*, cara labial ; *b*, cara lingual ; de los depósitos de tobas volcánicas con restos de dinosaurios.
- 4-6, Incisivos superiores de género no determinado de notoungulado, que demuestran la transformación de conos en pilares : *a*, cara labial ; *b*, cara lingual.
- 7, Incisivo superior de hombre : *a*, cara labial ; *b*, cara lingual.
- 8, Primer premolar de notoungulado con paracono atrofiado : *a*, cara labial ; *b*, cara lingual.
- 9, Primer premolar de notoungulado ; para y metacono atrofiado y con deuterococono rudimentario.
- 10, *Distylophorus alouatinus*¹ : tercer incisivo, canino, cuatro premolares y un molar ; cara labial.

LÁMINA IV²

- 1, Faltan sobre esta figura datos en el texto.
- 2-5, Caninos ; faltan mayores indicaciones en el texto.
- 6-15, Caras labiales de molares de notoungulados, provenientes de diversos horizontes.
- 6, *Pseudopithecus* sp. ; molar, cretáceo superior, Patagonia.
- 7, *Transpithecus* sp. ; 2 molares, cretáceo superior, Patagonia.
- 8, *Asmodeus* sp. ; molar.
- 9, *Lafkenia sulcifera* Roth. ; molar.
- 10, *Palaeotoxodon primigenius*, nov. gen., nov. sp. ; molar, terciario basal, Patagonia.
- 11, *Archaeohyrax* sp. ; 4º premolar o 1º molar ?
- 12, *Protypotherium* sp. ; molar ; formación de tobas patagónicas de Santa Cruz.
- 13, *Tosodontherium* sp. ; molar ; formación marina entrerriana.
- 14, *Eutoxodon* sp. ; molar, horizonte mesopampeano.
- 15, *Eutoxodon* sp. ; molar de leche, fresco, no entrado en función.
- 16-17, Faltan respecto a estas figuras indicaciones en el texto.

LÁMINA V³

« Todas las piezas de esta lámina pertenecen a géneros del grupo de los *Astrapotheria* y provienen del cretáceo superior de la Patagonia. Las de las figu-

¹ Sinónimo de *Stylophorus alouatinus* Roth, en *Revista del Museo de La Plata*, 10, páginas 251-256, 1901.

² Varias de las figuras de esta lámina se refieren a formas descritas en *Revista del Museo de La Plata*, 10, páginas 251-256, 1901.

³ Las figuras de esta lámina se refieren a formas descritas en *Revista del Museo de La Plata*, 11, páginas 133-158, 1903.

ras 1-5 fueron halladas en un depósito de tobas abigarradas, con restos de dinosaurios, y no hay seguridad que pertenezcan a un mismo individuo. » (Observación tomada del texto).

- 1-3, *Grypolophodon* sp. ; tres premolares.
- 4, *Grypolophodon Morenoi*, Roth ; 4º premolar o 1º molar, Lago Musters.
- 5, *Grypolophodon Morenoi*, Roth ; molar.
- 6, *Notorhinus Haroldi* Roth ; molar, Lago Musters.
- 7, *Notamynus Holdichi*, Roth ; molar, Lago Musters.
- 8, *Blastoconus* sp. ; molar.
- 9, *Megalophodon* sp. ; molar.
- 10-11, Dos premolares de géneros no determinados (del grupo *Astrapotheria*).
- 12, *Heterolophodon* sp. ; molar.
- 13, *Pehuenia* sp. ; parte del maxilar superior izquierdo.

LÁMINA VI

- 1-2, Componentes de un molar típico de *Rhinoceros*, según Osborn (1907, fig. 175 y 176).
- 3, « Molarización » de premolares en *Cainopus occidentalis*, según Osborn.
- 4, *Rhinoceros Mercki*, molar. (Las denominaciones de esta figura, menos la de « hy » que existía, fueron puestas por mí de acuerdo con la página 213 del texto. Las líneas respectivas ya estaban indicadas por Roth).
- 5, *Anchitherium* : molar superior, según Kowalevsky, de Osborn (1907, fig. 161 E).
- 6, *Desmatotherium Guyoti* ; faltan otras indicaciones en el texto.

LÁMINA VII

- 1, *Tapirus americanus* ; dentadura de leche, maxilar superior, tamaño natural.
- 2, *Tapirus americanus* ; dentadura de leche, 3º y 4º premolar ; individuo algo más adelantado que el anterior, tamaño natural.
- 3, *Tapirus americanus* ; dentadura permanente de individuo joven, con coronas algo gastadas y último molar no desarrollado, 1/2 del tamaño natural.
- 4, *Tapirus americanus* ; los tres incisivos de un individuo adulto, tamaño natural.
- 5, *Protapirus priscus* Filliol ; último premolar y tres molares superiores, según Zittel (« Grundzüge », ed. I, fig. 1923 A).
- 6, *Cebochoerus minor* ; dos molares de leche y uno permanente, según Stehlin.
- 7, *Tayassus albirostris* ; los premolares y molares del maxilar superior izquierdo.
- 8, Paladar de un lechón (*Sus scrofa dom. juv.*).

LÁMINA VIII

- 1, *Parahippus cognatus*; molares de leche (fotografía, según molde del Am. Museum Nat. History?).
- 2, *Equus*; molar, según Osborn (1907, fig. 163, A).
- 3, *Hippaphys antiquus*; molar.
- 4, *Merychippus rejunctus*; premolares y molares superiores izquierdos (fotografía, según molde del Am. Museum Nat. Hist.?).
- 5, *Hypohippus Osborni*, premolares y molares superiores izquierdos (fotografía según molde del Am. Museum Nat. Hist.?).
- 6, *Onohippidium Saldiasi* Roth (*Parahipparion*, Sefve.) o *Mesohippus Bairdi*?
- 7, Molar de caballo en estadio joven de desarrollo.

LÁMINA IX

- 1, *Palaeotherium crassum*; según Blainville, con denominaciones de Roth.
- 2, *Diadiaphorus majusculus*; depósitos de Santa Cruz, según Scott, con denominaciones de Roth.
- 3, *Deuterotherium distichum*; 1 premolar, 3 molares; terciario basal de la Patagonia.
- 4, *Protheosodon* sp., 4º premolar o molar, igual horizonte que el anterior.
- 5, En la explicación de láminas y en el texto esta figura aparece como *Scalabrinittherium*, segundo molar.
- 6, *Trigonostylops* sp.; molar; cretáceo superior de la Patagonia.
- 7, *Heteroglyphis Dewoletzkyi* Roth; cretáceo superior de la Patagonia, Lago Musters (véase *Revista del Museo de La Plata*, 9, pág. 387, 1899).
- 8, *Coryphodon testis*; premolar y molares superiores de la izquierda, según Osborn (1907, fig. 141).
- 9, *Brontotherium tichoeras*, según Osborn.

LÁMINA X

- 1, *Diplobune Quercyi*; 4 premolares y 3 molares, según Zittel (*Grundzüge*, ed. I., fig. 1990 A).
- 2, *Xiphodon gracile*; 4 premolares y 3 molares (de la misma obra, fig. 1994, A).
- 3, *Anoplotherium latipes*; 3º y 4º premolar y 1º molar (de la misma obra, fig. 1987 A).
- 4, *Prodremotherium elongatum*; 3 premolares y 3 molares (de la misma obra, fig. 2004 A).
- 5, Ternera; 3 premolares y 1 molar (último molar de leche?) con las coronas poco gastadas.
- 6, Ternera; 2º premolar en estadio joven de desarrollo (a, cara labial; b, cara superior).
- 7, Ternera; 4º premolar en función, de individuo más adelantado.
- 8, Ternera; molar.

- 9, *Hemiauchenia paradoxa*; 3 premolares y 3 molares.
- 10, *Hemiauchenia paradoxa*; último molar, cara interna.
- 11, Guanaco (*Lama huanachus*); 3^{er} premolar (*a*, cara labial; *b*, cara lingual.) ?

LÁMINA XI

- 1, *Lemur catta*; maxilar superior de un individuo con 3 molares de leche y 2 permanentes (mismo ejemplar que lám. I, fig. 4).
- 2, Oran-után (*Simia satyrus* L.); maxilar superior con dentadura permanente.
- 3, *Erythrocebus patas*; adulto, maxilar superior,
- 4, Chimpancé (*Anthropopithecus sp.*); maxilar superior con 2 molares de leche y 1 permanente.
- 5, Mono aullador (*Alouata caraya*); adulto, maxilar superior.
- 6, Cay (*Cebus capucinus*); adulto, maxilar superior.
- 7, Cay *Cebus capucinus*; maxilar superior con 3 molares de leche y 1 permanente.

LÁMINA XII

Dientes humanos; la numeración de las piezas se refiere a la colección antropológica del Museo de La Plata.

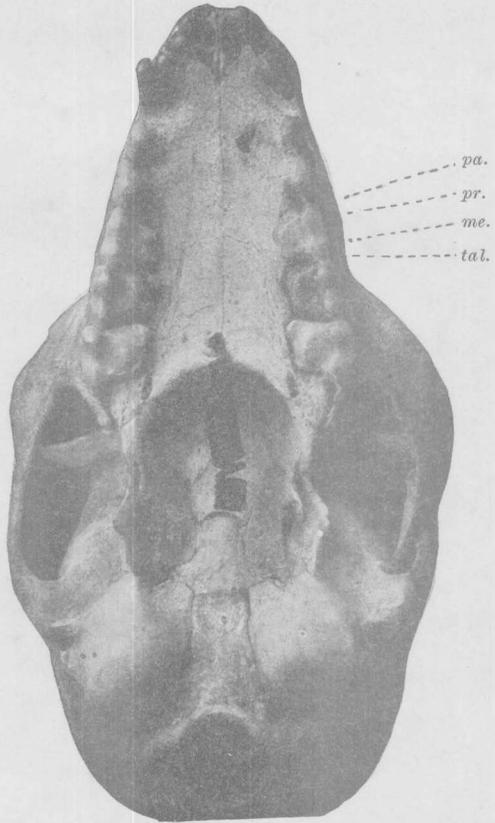
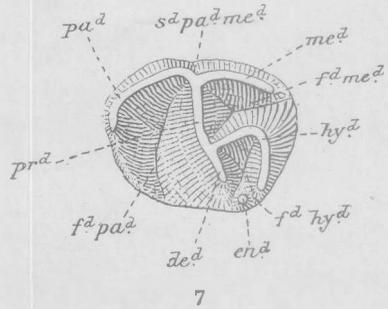
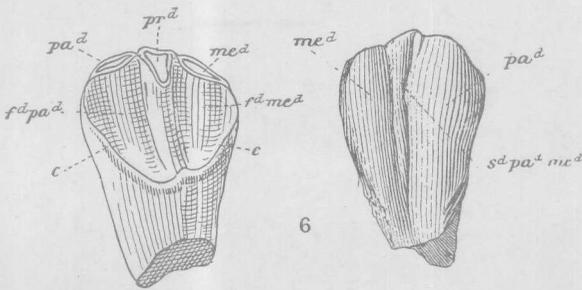
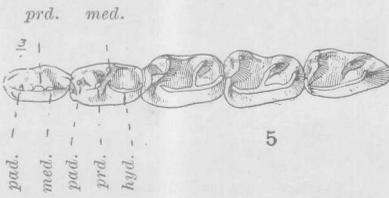
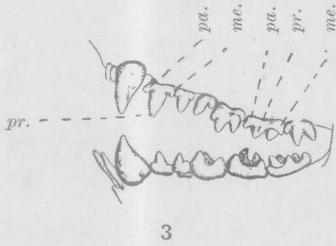
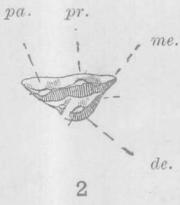
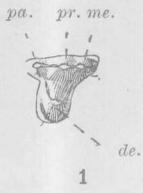
- 1, Incisivo fresco (*a*, cara lingual; *b*, cara labial).
- 2, Caninos, cara labial.
- 3, Premolar 3, cara labial (del mismo cráneo que fig. 10).
- 4-6, Tres estadios embrionarios de molares.
- 7, Cráneo número 1268, *m*³ superior.
- 8, Cráneo número 1478, *m*³ superior.
- 9, Molar de *Trigonostylops* (el mismo objeto que fig. 6, lám. IX).
- 10, Maxilar superior con 2 molares de leche y 2 permanentes, de un europeo (el *p*³ de la fig. 3 es del mismo cráneo).
- 11, Cráneo número 1793; dientes superiores de la izquierda.
- 12, Cráneo número 1496; dientes inferiores (?), cara labial.
- 13, Cráneo número 1496; dientes superiores.
- 14, Cráneo número 1854; indio patagón.
- 15-16, Maxilares humanos, número no indicado.

LÁMINA XIII

«He hallado todos los dientes de esta lámina en un mismo yacimiento del cretáceo superior de la Patagonia» (indicación tomada del texto).

- 1, *Distylophorus alouatinus* (*Stylophorus alouatinus* Roth); 3^{er} incisivo, canino, 4 premolares y 2 molares (véase *Revista del Museo de La Plata*, 10, págs. 251-256, 1901).
- 2, *Periphragis Harmeri* Roth; 3 premolares y 3 molares (véase *Revista del Museo de La Plata*, 9, págs. 381-388, 1899).

- 3, *Calodontotherium* sp. ; molar (véase *Revista del Museo de La Plata*, 11, págs. 133-158, 1903).
- 4, *Asmodeus* (?) sp. (el interrogante es del doctor Roth).
- 5, *Lafkenia* sp. ; molar (véase *Revista del Museo de La Plata*, 10, págs. 251-256, 1901).
- 6, Molar de género no descrito de notoungulado.
- 7, *Degonia* sp. ; 1^{er} y 2^o molar (véase *Revista del Museo de La Plata*, 10, págs. 251-256, 1901).
- 8, *Adpithecus* sp. ; 2 premolares y 3 molares.
- 9, *Guiliemoscottia* ; molar.
- 10, *Henricosbornia* ; 2 molares de leche y 2 permanentes.

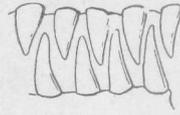




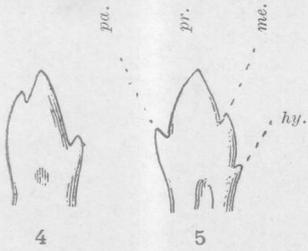
1



2



3

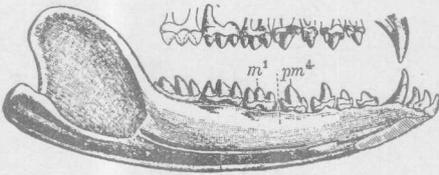


4

5



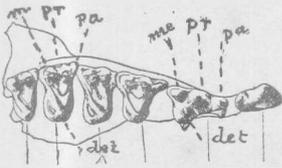
6



7



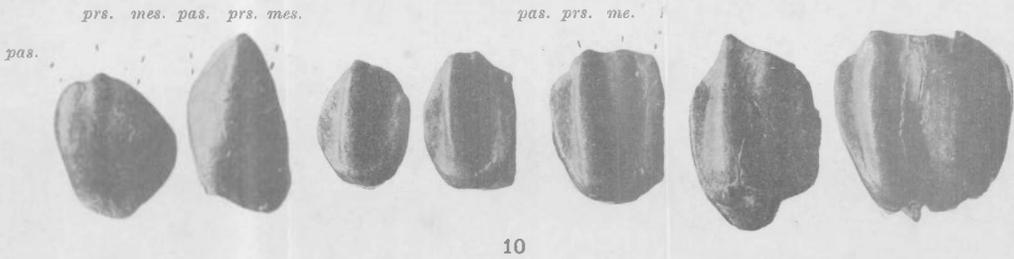
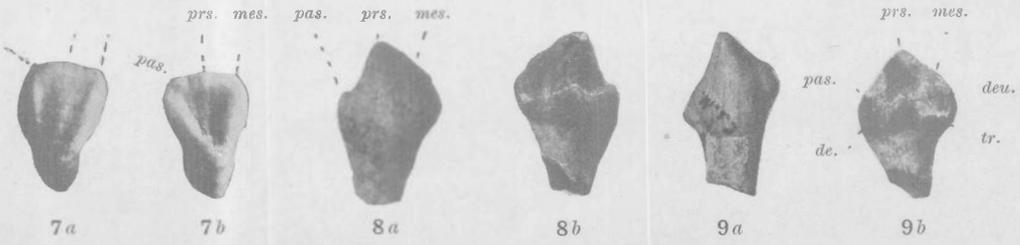
8

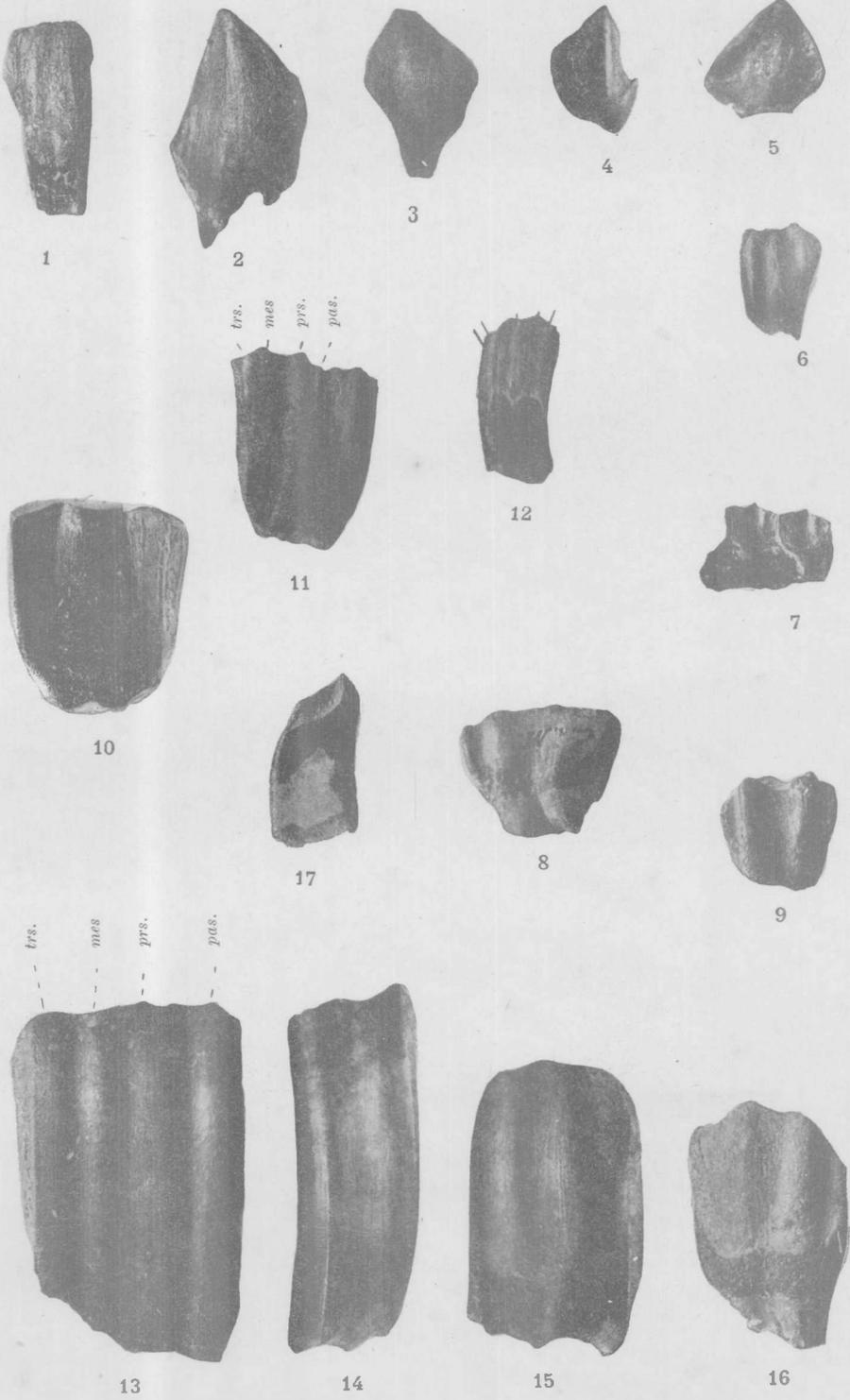


9



10







1

2



3



4



5



6



7



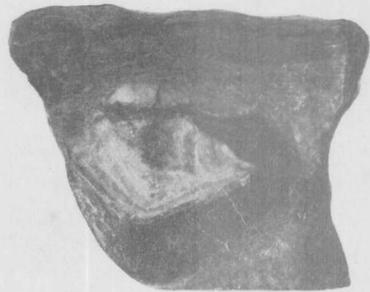
8



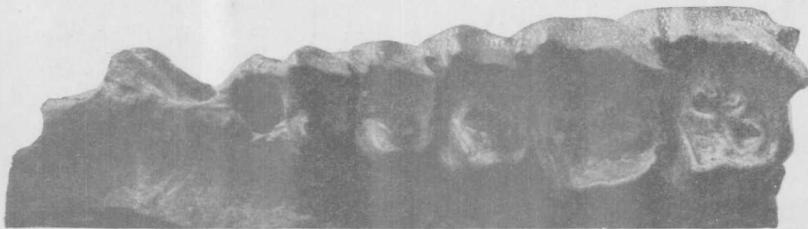
9



10



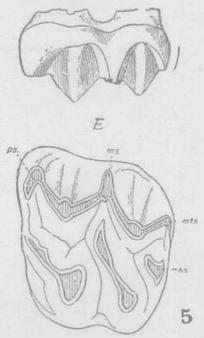
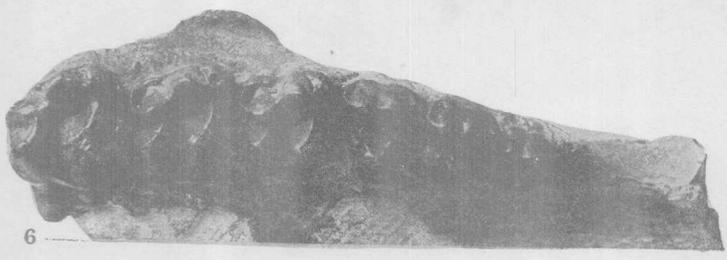
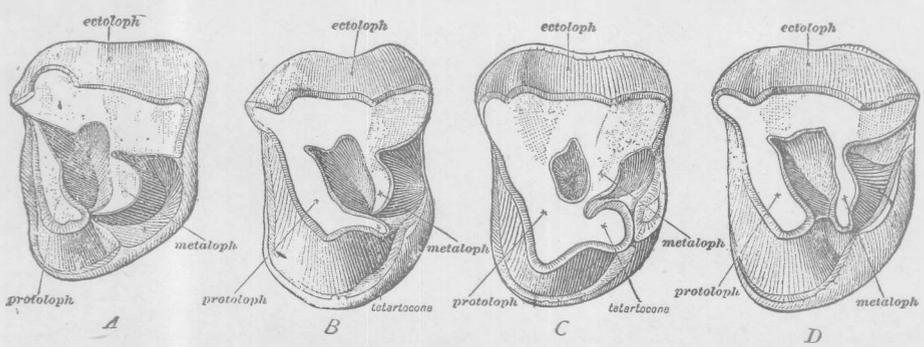
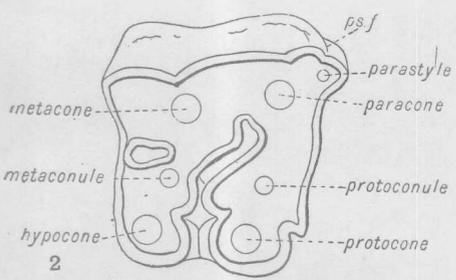
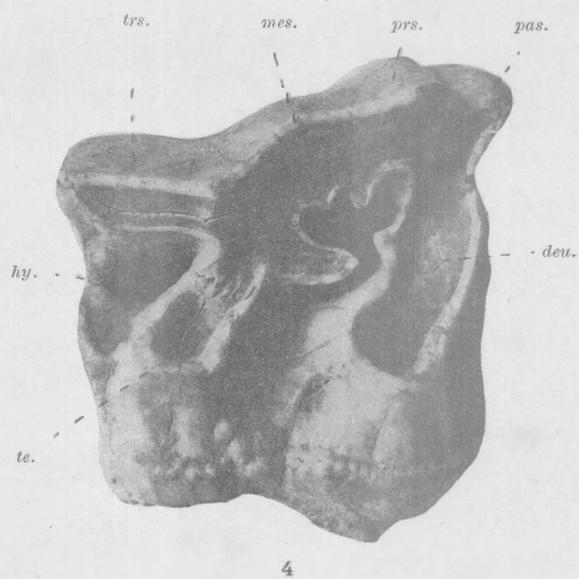
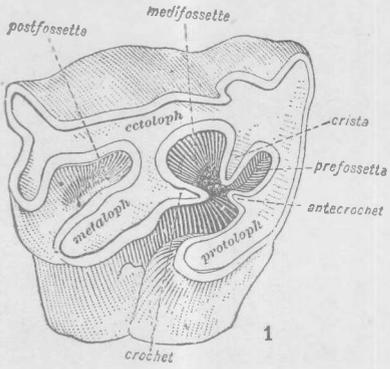
12

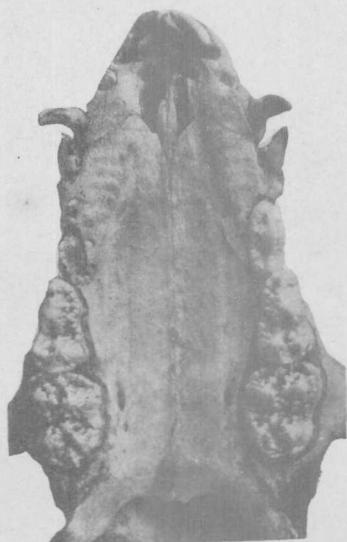
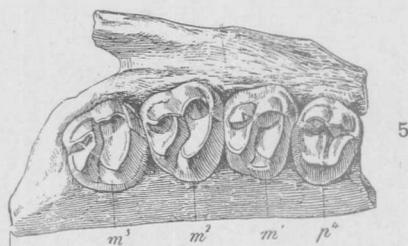
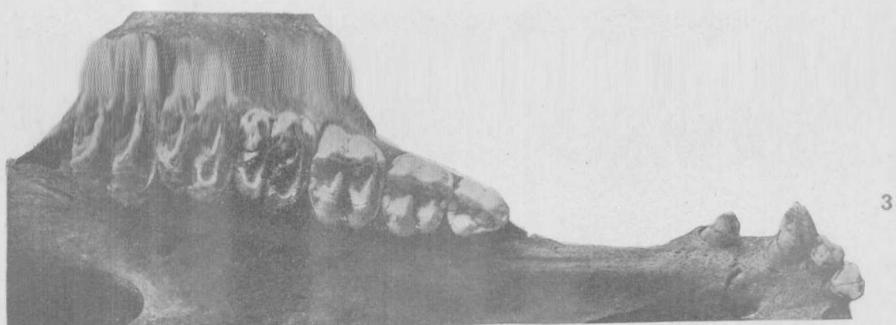
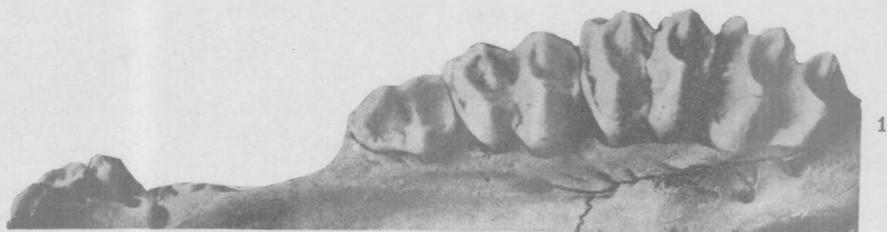


13



11



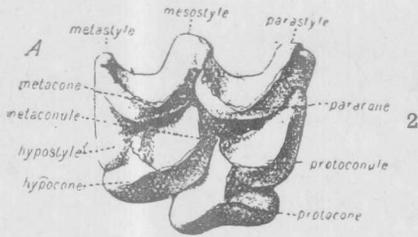




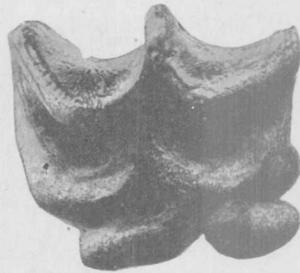
1



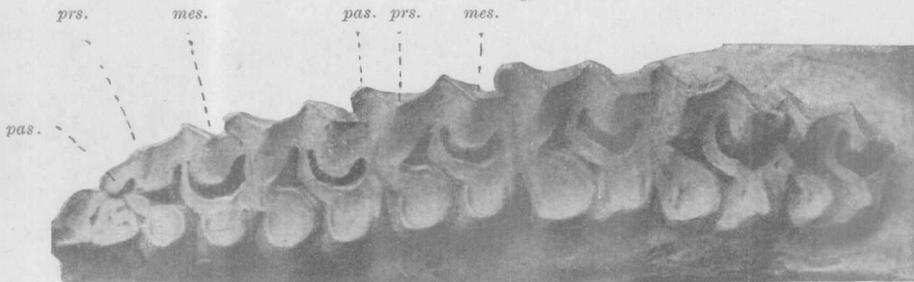
7



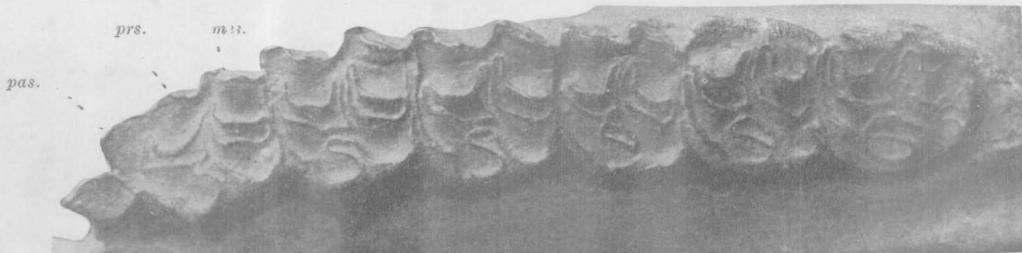
2



3



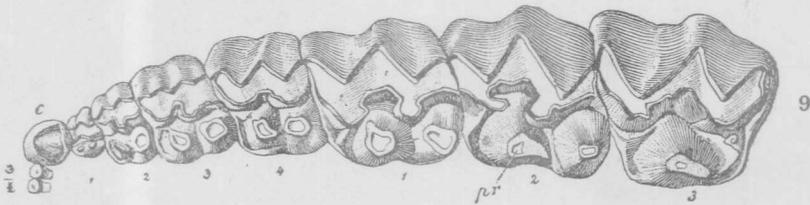
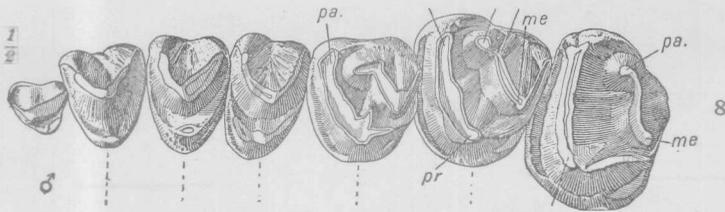
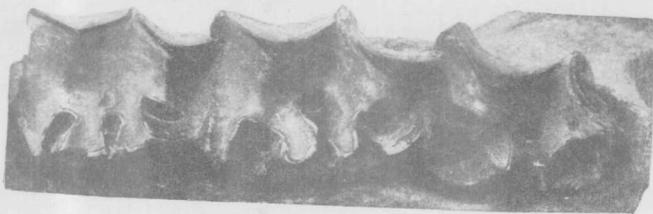
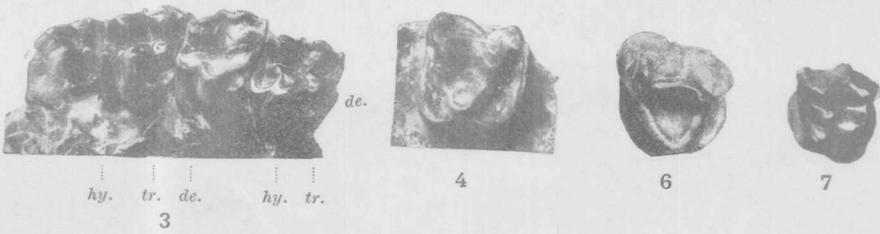
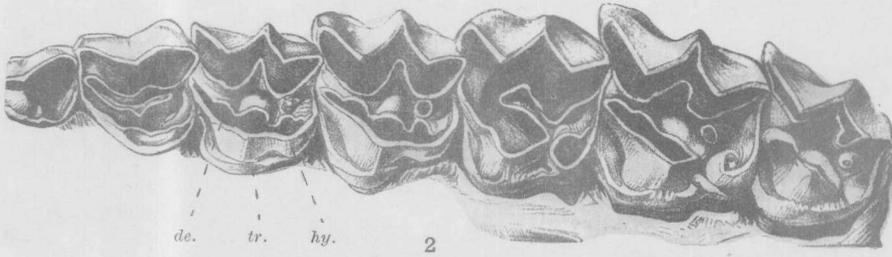
4

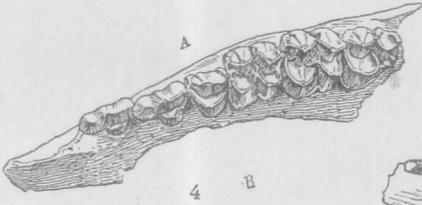
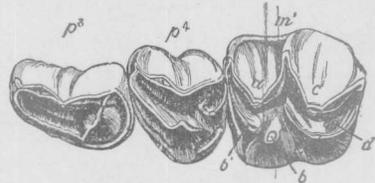


5

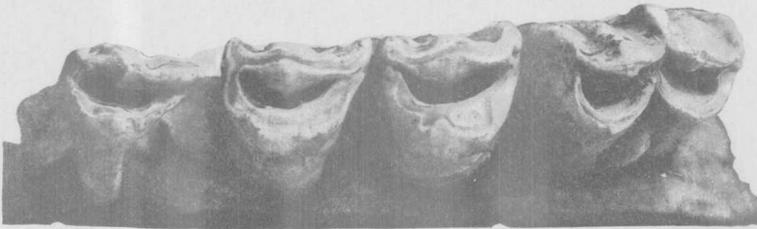
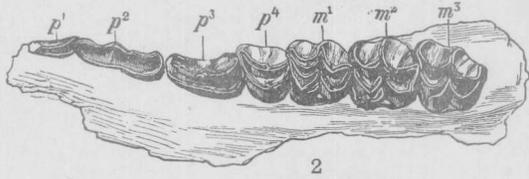


6





4 B



5



6a



6b



7



8



10



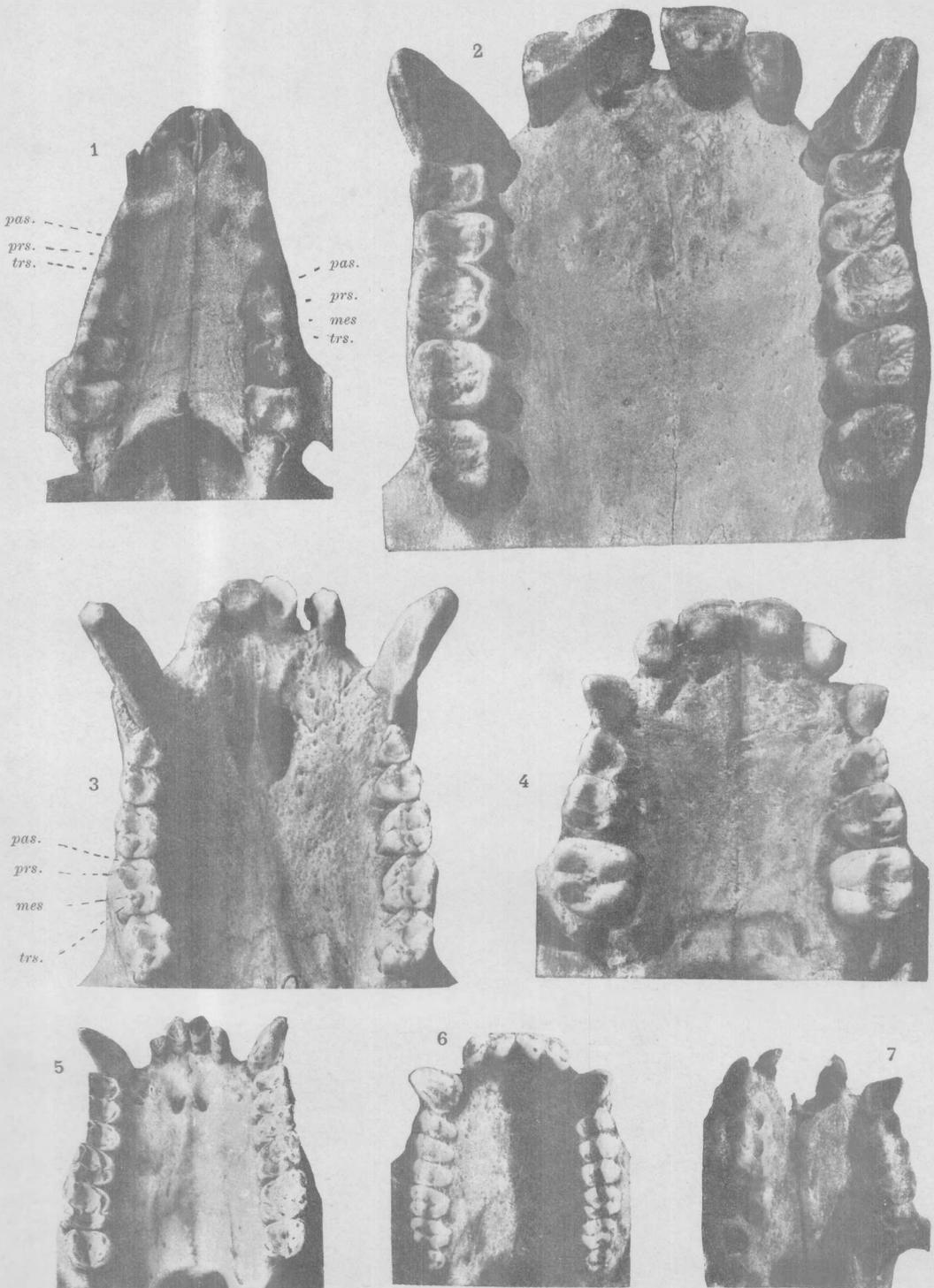
11a

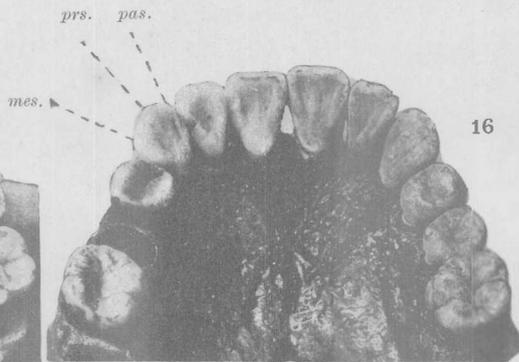
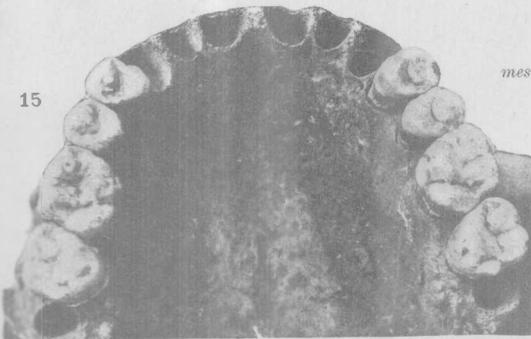
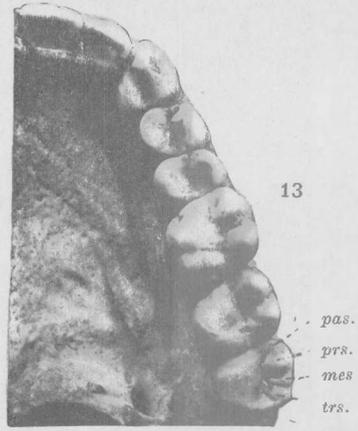
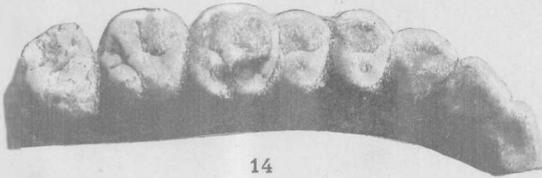
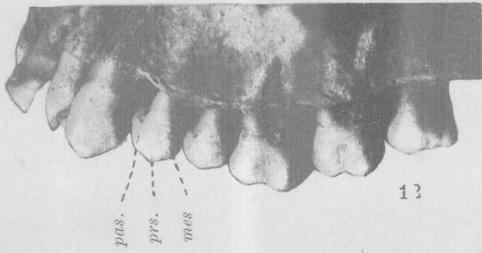
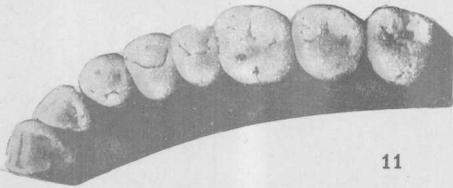
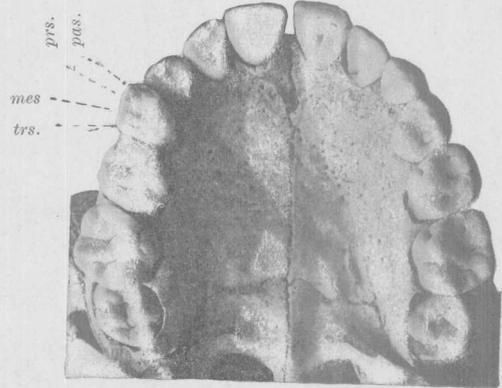


11b



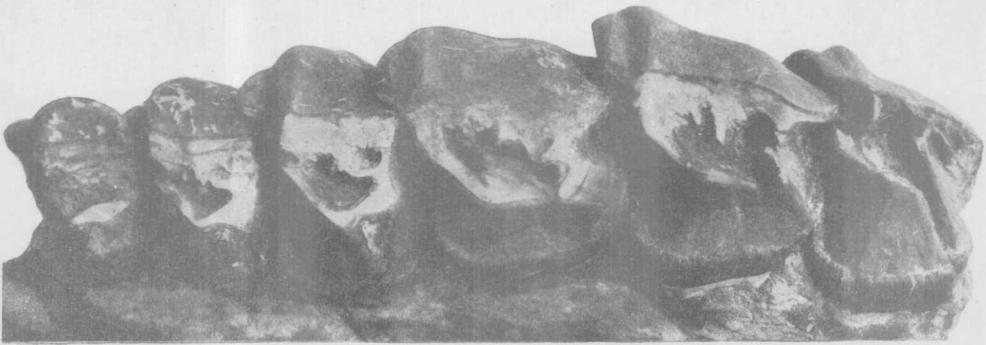
9







1



2



3



4



5



6



7



8



9



10